

THESES

présentées
A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON
pour obtenir
le grade de DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

par

Raymond GARRIGUES

PREMIÈRE THÈSE

**Recherches sur les cécidies,
le cancer et l'action des carbures cancérigènes
sur les végétaux**

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

**Soutenues le 8, JUIN 1951
devant la Commission d'examen**

MM. DOUIN	Président
KUHNER	} Examineurs
SOLLAUD	



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552315_0001

THESES

présentées à la FACULTE des SCIENCES

de L Y O N

pour obtenir le grade de docteur ès sciences naturelles

par

Raymond GARRIGUES

1^o Thèse : Recherches sur les cécidies, le cancer et l'action des carbures cancérigènes sur les Végétaux.

2° Thèse : Propositions données par la Faculté .

Soutenues le 29 JUIN 1951 devant la commission d'examen.

MM. DOUIN Président

KUHNER
SOLLAUD

卷之四

DOYEN

M. DOUIN

ASSESEUR

M. EYRAUD , Calcul différentiel et intégral.

DOYEN HONORAIRE

M. LONGCHAMBON,

PROFESSEURS HONORAIRES

MM. VESSIOT
DULAC
VANÉY
MEUNIER

MM. SIRE
FROMAGEOT
LOCQUIN
DE LARAMBERGUE

PROFESSEURS

MM. LONGCHAMBON, Minéralogie
DOUIN, Botanique
DEJARDIN, Physique
SOLLAUD, Zoologie
THIBAUD, Physique expérimentale
EYRAUD, Calcul différentiel et
intégral
THORAL, Géologie
DOEUVRE, Chimie organique
CORDIER, Physiologie

MM. PRETTRE, Chimie industrielle
KUHNER, Botanique
COURTY, Chimie-Physique
MALECOT, Mécanique
rationnelle
PARIS, Chimie minérale
AUMERAS, Chimie
BERNARD, Physique
VIRET, Géologie
COLONGE, Chimie

MAITRES DE CONFERENCES et CHARGES de COURS

MM. MEUNIER P. Chimie biologique
GILLES, Botanique
MOUSSA, Physique
Mme CHAIX, Chimie biologique
WAUTIER, Zoologie

MM. JANIN, Physique
BRACONNIER, Mathématiques
NIGON , Zoologie
MENTZER, Chimie biologique
QUEILLERON, Chimie

CHARGES de COURS COMPLEMENTAIRES

MM. DUFAY, Astronomie et Physique
supérieure
STRIPFLING, Météorologie
PELLETIER, Géologie
Mme FLASSON, Zoologie
GARRIGUES, Botanique
MESNARD, Physique

MM. PENNANEAC'H, Mathématiques
GAUTHIER J., Chimie
MAZENOT, Géologie
GAUTHIER H., Géologie
MURET, Botanique
FLASSON, Zoologie
Mme CORDIER, Physiologie

M. TRANCHAT , Physique

SECRETAIRE

M. ROUX

RECHERCHES SUR LES CECIDIES

LE CANCER,

ET

L'ACTION DES CARBURES CANCERIGENES

SUR LES VEGETAUX.



A MA MERE.

RECHERCHES SUR LES CECIDIES, LE CANCER
ET L'ACTION DES CARBURES CANCERIGENES SUR LES VEGETAUX.

par Raymond GARRIGUES .

Quand l'Homme a fini de chercher,
il n'est qu'au commencement .

L'Ecclesiastique
Chap. XVIII - 6.

	<u>Pages</u>
<u>INTRODUCTION GENERALE</u>	11
<u>TECHNIQUE</u>	13
<u>ETUDE DES CECIDIES</u>	15
<u>Zoocécidies</u>	17
<u>Zoocécidies d'Arthropodes</u>	17
Chapitre 1 = Historique	17
Chapitre 2 : Zoocécidies d'Acarieus	20
Chapitre 3 : Zoocécidies d'Insectes	42
1ère partie : Hémiptéroécidies	42
2ème partie : Diptéroécidies	77
3ème partie : Hyménoptéroécidies	133
Zoocécidies de Nématodes : (Chapitre 4)	199
<u>Phytoécidies</u>	227
Chapitre 5 : Mycoécidies	227
Chapitre 6 : Bactériocécidies	235
1ère Partie : Nodosités radiculaires de Légumineuses	235
2ème Partie : Tumeurs à Phytomonas tumefaciens	249
<u>Vue d'ensemble sur les cécidies</u> (Chapitre 7)	274
1ère partie : Comparaison des divers types de cécidies..	274
2ème partie : Définition des cécidies	297
3ème partie : Classification des cécidies	301
4ème partie : La cécidogénèse	306
<u>CANCER (Chapitre 8)</u>	
Historique	320
Etude de quelques cancers	322
Cancer humain	322
Cancer animal	330
Vue d'ensemble sur ces cancers	332
Comparaison entre les tumeurs à Phytomonas tumefaciens et les tumeurs cancéreuses	333
<u>LES AGENTS CHIMIQUES CANCERIGENES ET LES VEGETAUX (Chapitre 9)</u>	338
Historique	338
Exposé des recherches entreprises	342
1ère partie : Expériences faites avec des cristaux solides	343
2ème partie : Expériences faites avec des solutions huileuses cancérogènes	344
3ème partie : Expériences faites avec diverses pommades cancérogènes	362
4ème partie : Expériences faites avec le goudron de houille cancérogène (fraction insaponifiable)..	365
5ème partie : Expériences faites avec des pseudo-solutions	365
6ème partie : Expériences faites avec l'huile anthracénique	366
<u>CONCLUSIONS GENERALES</u>	370

INTRODUCTION GÉNÉRALE

=====

La phytopathologie est une des branches les plus vastes et les plus intéressantes de la Biologie générale; son étude a permis, en particulier, à l'Homme de défendre et d'améliorer les Végétaux indispensables à son alimentation. Mais en dehors de l'intérêt direct qu'elle présente elle apporte aussi, à la connaissance des phénomènes biologiques normaux, une contribution efficace; l'observation des formes dérégées de la vie permet d'établir des hypothèses qui peuvent, par opposition, s'appliquer aux processus vitaux habituels ou éclairer certains de leurs aspects. Son intérêt dépasse donc le champ direct de son étude.

Les infiniments petits, virus ou bactéries, sont les agents de maladies végétales comme le sont aussi d'autres végétaux ou encore les animaux; les manifestations visibles en sont par conséquent très diverses et, comme en pathologie animale, localisées ou généralisées. Les premières - localisées - siègent en un lieu privilégié de l'hôte et se traduisent par des décolorations, des nécroses ou des néoformations. Les secondes consistent en un état défectueux de l'hôte, soit que le parasite envahisse progressivement la plante entière, soit qu'il exerce une action généralisée indirecte, son emplacement restant fixe. Si certaines de ces manifestations sont bénignes dans leurs effets, d'autres, graves, entraînent la mort de l'individu.

La pathologie végétale peut être envisagée sous plusieurs aspects: elle peut rechercher la cause et les effets de la maladie, les processus mis en oeuvre, les modes de transmission mais aussi les moyens de défense et de prévention. Cependant peu de phytopathologistes se sont intéressés aux répercussions de la maladie au niveau de la cellule; or à la base de toute évolution pathologique se place une modification de la cellule et peut-être de son noyau, modification qui, pour celui-ci, peut n'apparaître qu'au moment de la mitose. Les manifestations tumorales, en particulier, sont engendrées par des divisions répétées de la cellule et du noyau; il était intéressant en envisageant plusieurs types pathologiques pris parmi les mieux caractérisés de voir si ces manifestations tumorales s'accompagnaient d'altérations cellulaires et tout particulièrement si la mitose se déroulait suivant les processus habituels ou présentait des anomalies.

C'est dans ce but que nous nous sommes d'abord occupé des formations si curieuses que sont les galles ou cécidies, mais nous avons été amené à déborder notre sujet pour nous intéresser à la pathologie animale; en effet, l'étude des cécidies d'allure tumorale engendrées par le *Phytomonas tumefaciens* nous a conduit à les comparer aux tumeurs cancéreuses humaines, auxquelles elles ont été, par beaucoup d'auteurs, assimilées; enfin l'action si nette des carbures cancérigènes sur la multiplication cellulaire,

chez les Animaux, nous a incité à étudier leurs effets sur les Végétaux. Tel est le plan que nous avons suivi dans cette étude.

Nos recherches ont été commencées au Laboratoire de Biologie végétale de la Faculté des Sciences de Paris dirigé par Monsieur le Professeur MANGENOT; de nous avoir fait connaître et aimer cette belle discipline qu'est la cytologie, nous le prions d'agréer nos sincères remerciements.

Une grande partie de notre travail s'est faite dans les laboratoires Pasteur de l'Institut du Radium sous la direction de Monsieur LACASSAGNE, Professeur au Collège de France, Membre de l'Académie de Médecine. Nous n'oublierons pas l'atmosphère de travail qui régnait à l'Institut grâce à son Directeur et à tous ses collaborateurs. Nous sommes heureux de redire ici à Monsieur le Professeur LACASSAGNE quel souvenir inoubliable nous avons gardé de notre passage à l'Institut du Radium et la fierté que nous ressentons d'y avoir travaillé; qu'il soit assuré de notre profond attachement.

Enfin après un court passage à la Faculté des Sciences de Clermont, dans le service de Monsieur CHALE, nous avons terminé nos recherches à la Faculté des Sciences de Lyon. Nous ne pouvons que remercier ici Monsieur le Professeur DOUIN, Doyen de la Faculté, de l'accueil que nous avons reçu de sa part à notre arrivée et des facilités dont nous avons immédiatement disposé pour terminer notre travail. Nous le remercions également d'avoir bien voulu accepter, malgré les tâches absorbantes qui l'occupent, le travail ingrat de relire notre thèse. Nous le prions d'agréer, avec notre sincère gratitude pour l'intérêt tout particulier qu'il prit à nos travaux. l'hommage de notre respectueux dévouement.

Nos remerciements vont aussi à Monsieur KUHNER, professeur à la Faculté des Sciences de Lyon, qui a bien voulu s'intéresser à notre thèse et nous faire profiter de ses conseils; qu'il veuille bien accepter notre grande reconnaissance.

Nous prions Monsieur SOLLAUD, Professeur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Lyon, d'agréer, pour la bienveillance que nous avons toujours trouvée auprès de lui, nos très vifs remerciements.

Enfin, nous ne saurions oublier ici Mademoiselle FOURCROY, Chef de Travaux à la Sorbonne, qui, la première, au PCB de Paris, nous communiqua comme à beaucoup de ses élèves, l'amour qu'elle avait pour la Biologie végétale. Nous lui renouvelons ici l'assurance de notre fidèle souvenir.

TECHNIQUES

=====

Nous avons utilisé pour les fixations et les colorations les techniques courantes de la cytologie végétale.

I°/ Fixations :

- a) alcool à 70 ° .
- b) Helly : bichromate de potassium : 2,5 g.
chlorure mercurique : 5 g.
eau : 100 cm³
à la fixation ajouter 10 % de formol. Durée de fixation 24 h maximum.
- c) Navaschine : acide chromique à 1 % : 10 cm³
formol : 4 cm³
Acide acétique : 1 cm³
Durée de fixation : 15h. environ.
- d) Regaud : bichromate de potassium à 6% : 4cm³
formol neutre : 2cm³
eau : 4cm³
Durée de fixation : 4 jours; post-chromisation dans le bichromate de potassium à 3% pendant 10 jours.
- e) plus rarement le Benda et le Flemming :
 - Benda : acide chromique à 1% : 30 parties
acide osmique à 2 % : 10 parties
acide acétique à 5 % : 25 parties.
 - Flemming : acide chromique à 1 % : 30 parties
acide osmique à 2 % : 10 parties
acide acétique à 5 % : 5 partiesDurée de fixation : 24 heures maximum, le déparaffinage des coupes est suivi de leur blanchiment.

Nous avons dans l'ensemble obtenu de bons résultats. La fixation est suivie d'un lavage soigné à l'eau courante, avant les deshydratations habituelles, menées de 20 en 20 degrés jusqu'à l'alcool absolu. Après passage dans les mélanges toluène - paraffine et dans la paraffine, l'inclusion est faite dans la paraffine à 56°. Les coupes d'une épaisseur de 5 à 7,5 microns sont enfin collées, suivant la technique à l'albumine gélatinée, sur lames.

2° / Colorations.

Le plus souvent la fixation au Helly est suivie de la réaction nucléale de Feulgen après hydrolyse d'une durée moyenne de 20-25 minutes. Dans certains cas nous avons dû abaisser le temps d'hydrolyse, dans d'autres cas l'augmenter. Les résultats ont été dans l'ensemble excellents. Un défaut de cette coloration est son atténuation avec le temps. Le fond cellulaire est coloré au vert lumière.

La fixation au Navaschine est suivie de la coloration à l'hématoxyline et d'une coloration de fond à l'éosine; le Feulgen peut être également utilisé. Quant au Regaud la coloration est faite à l'hématoxyline seule.

Nous avons accessoirement employé la coloration au violet de gentiane et celle à l'hémalun-éosine-safran.

Les coupes ainsi colorées sont enfin montées dans le baume de Canada, dans les conditions habituelles.

ETUDE DES CECIDIES

=====

INTRODUCTION AUX CECIDIES

La première partie de notre travail se propose pour but l'étude de ces formations si particulières que sont les cécidies. En première approximation il s'agit de parasitisme; l'un des deux individus, l'hôte, étant nécessairement un Végétal. L'autre, le parasite, étant un Animal ou un Végétal.

L'étude des cécidies s'est limitée pendant très longtemps à la connaissance de types nouveaux, à la description de leur forme, à la désignation de leur emplacement et à la recherche de leurs agents vecteurs. Après ce travail d'inventaire leur étude histologique fut entreprise en même temps que se faisaient jour des hypothèses relatives au mécanisme de leur production. Mais dans toutes ces études, nombreuses cependant et qui se continuent encore, les auteurs se sont bornés presque exclusivement aux descriptions morphologiques ou histologiques des galles; ils notent bien une hypertrophie de l'organe au niveau de la néo-formation, parfois même décrivent une hypertrophie et une hyperplasie cellulaire, peuvent indiquer en passant que le noyau est devenu volumineux, mais aucun d'eux n'a cherché à étudier systématiquement, d'une manière plus particulière, les différents types de cellules gallaires prises isolément avec leur noyau pour les décrire et les comparer à la cellule normale et à la cellule gallaire voisine; il en est de même d'ailleurs de la mitose et du chondriome. On pouvait cependant se demander si le noyau conservait partout et toujours sa structure habituelle, si la mitose était partout et toujours normale et si le chondriome restait inchangé. L'étude cytologique des galles est restée la parente pauvre de la cécidologie; à tel point que Molliard pouvait en 1897 écrire ces remarques, qui gardent presque entièrement leur valeur aujourd'hui :

" les modifications pathologiques subies par les cellules animales ont fait l'objet d'un grand nombre de travaux dont les résultats sont suffisamment importants pour donner dès maintenant une base assez précise à la pathologie cellulaire; il faut bien avouer que de leur côté les botanistes qui ont étudié les maladies des plantes ne se sont presque jamais occupés des modifications éprouvées par les cellules attaquées; ils se sont placés presque uniquement au point de vue de l'étude des parasites ou des moyens de le détruire ".

En dehors de la cytologie des cécidies d'autres

remarques sont à faire; par ex. peu d'auteurs ont cherché à comparer systématiquement la disposition relative des tissus gallaires par rapport au parasite, peu d'auteurs également ont comparé entre elles les cécidies provoquées par les agents cécidogènes appartenant à un même groupe zoologique ou établi de rapprochements entre les formations gallaires engendrées par les divers groupes d'agents vecteurs. On peut dire aussi que la définition de ces néoformations a varié dans le temps suivant les auteurs et qu'à l'heure actuelle ses limites ne sont pas déterminées avec certitude. Les classifications proposées prennent pour base les unes la morphologie externe de la galle, les autres sa position sur l'hôte, font entrer en jeu le mode de croissance, etc; on pouvait se demander laquelle d'entre elles était la plus valable ou s'il était possible d'en envisager une autre; enfin la cécidogénèse pose de nombreux problèmes biologiques, ne serait-ce que le déterminisme de la prolifération. Tout cet ensemble de faits et de questions nous ont amené à la cécidologie; nous avons étudié, en particulier sous l'angle cytologique, un certain nombre de cécidies engendrées par les animaux ou les végétaux; plusieurs d'entre elles n'ont pas encore été décrites ou ne l'ont été que d'une manière superficielle. Ces cécidies ont été séparées en deux catégories: celles causées par les animaux ou Zoocécidies et celles causées par les Végétaux ou Phytocécidies.

Z O O C E C I D I E S

Les zoocécidies que nous avons étudiées sont provoquées par des Acariens, des Insectes ou des Vers. Nous partagerons ces zoocécidies en deux groupes précédés chacun d'un historique général: le premier comprendra les Acariens et les Insectes, c'est-à-dire les Arthropodes, le second uniquement les Vers.

Z O O C E C I D I E S D' A R T H R O P O D E S

CHAPITRE I. - HISTORIQUE

Les zoocécidies ont intéressé depuis fort longtemps de nombreux botanistes et de nombreux zoologistes. Très souvent apparentes, car beaucoup siègent sur les feuilles ou les tiges, elles ont forcé le regard de simples curieux par leurs formes diverses, - parfois bizarres mais pour quelques unes très élégantes -, par leur couleur tantôt semblable à celle de l'organe qui les porte, tantôt différente et parfois opposée; il suffit de penser aux curieuses productions que sont les bédégars, avec leur chevelu vert mélangé de rouge ou entièrement rouge, pour comprendre qu'elles aient pu, depuis longtemps, attirer l'attention.

Les zoocécidies étaient connues dès l'Antiquité (I), mais considérées comme des sortes de fruits on les utilisait à des fins médicales. Il s'agissait surtout des galles du chêne que les médecins appréciaient pour leur richesse en substances astringentes : Hippocrate, par exemple, les conseille pour les hémorroïdes et Dioscorides en parle dans son traité médical. Cependant, en dehors des habituelles galles du Chêne, Theophraste connaît et décrit la cécidie du *Tetraneura ulmi* sur l'Orme et Pline les " baies " de *Mikiola fagi* sur le Hêtre ainsi que les bédégars de *Rhodites rosae* sur l'Eglantier.

Au Moyen-Age Albertus Magnus (1193-1280) cite des galles du Chêne dans ses écrits ainsi que K. de Megenberg (1309-1337) dans son " Buch der Natur ".

L'*Hortus sanitatis* paru à la fin du XV^e siècle traite aussi des " galla " et Kuster reproduit dans son livre une figure de ce traité qui est, dit-il, la plus ancienne parue et qui montre la galle de *Cynips tinctoria*. Citons, par la suite, Bock qui

(I) nous ferons de larges emprunts dans ce passage au traité de Kuster.

reconnait les galles lenticulaires du Chêne en dehors des galles globuleuses et leur trouve diverses applications, certaines utilitaires comme la teinture des cheveux; il observe les bédégars, les feuilles enroulées dues à des Aphides et dans lesquelles, dit-il, apparaissent de petits vers. Citons encore Kandel, Lonicer, Mattioli qui, dans leurs ouvrages, donnent de nombreuses descriptions de galles, etc. D'autres descriptions se trouvent dans des ouvrages du XVI^e et du XVII^e siècle : Clusius, Mathias de Lobel, Aldovandi, Brown, Dodeneus, Camerarius, de Geer, etc. Redi s'y intéresse également mais il faut arriver à Malpighi (1628-1694) pour que la cécidologie prenne son véritable départ. Malpighi " vit lui-même l'insecte déposer l'oeuf dans les tissus de la plante et dès lors il n'eût plus aucun doute sur l'intervention d'un organisme animal dans la production des galles " (d'après Courchet). On peut donc dire qu'il est le fondateur de la cécidologie. Il consacre dans son ouvrage de 1687 " Opera omnia " un premier chapitre aux galles : " de gallis " et un second, moins important que le premier : " De varii plantarum tumoribus et excrescentis ". Il décrit ainsi une soixantaine de galles, mais aussi, à côté, des formes moins typiques, des pustules par ex. Certaines formes ne sont pas reconnues par lui comme étant des galles : *Erineum populinum* sur le Peuplier entre autres.

Réaumur s'intéresse également aux galles et dans ses " Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes " il en étudie et décrit un certain nombre; il leur consacre tout un chapitre (le 12^e) dans son 3^e tome . On retrouve encore la notion de galle dans les ouvrages de Persoon (1797) ; Linné en parle également. Cependant l'étude des zoocécidies n'entra dans sa phase active qu'à partir de la seconde moitié du XIX^e siècle où l'on commença à les rechercher systématiquement, à les décrire et à les classer; parfois c'est le parasite qui intéresse le chercheur et les cécidies elles-mêmes ne sont, en quelque sorte, décrites qu'accessoirement et superficiellement . A ces travaux qui sont en somme des travaux d'inventaire sont attachés les noms de Hammerschmidt, Frauenfeld, Haimhoffen, Giraud, Thomas, Mayr, Schlentendahl, Löw, Franck, Massalongo, Kieffer, Sorauer, Rubsammen, Hieronymus, Nalepa, Dalla Torre, Kustenmacher, Trotter, Cecconi, Darboux, Houard, Baldratti, Connold, etc, parmi bien d'autres; le traité de Houard dans lequel environ six mille cécidies sont inventoriées est toujours un ouvrage classique pratique à consulter. Il faut également citer l'existence d'herbiers cécidologiques dont les plus connus sont ceux de Hieronymus et Pax, Trotter et Cecconi, Grevillius et Nelsein.

Cependant d'autres auteurs intéressés par le point de vue biologique et botanique de la zoocécidologie étudient la structure histologique des cécidies et échafaudent des hypothèses quant à leur genèse. Les zoocécidies sont alors étudiées isolées ou groupées; les modes de groupement de ces néo-formations varient dans de grandes limites suivant les auteurs. On envisage les galles portées par un même organe (feuille, tige par ex.) ou les différents types gallaires visibles sur la même plante; d'autres fois on compare les galles qu'offrent les mêmes organes (bourgeons,

tiges, feuilles par ex.) de différentes plantes; certains se limitent aux galles provoquées par des insectes du même genre, sur des espèces végétales différentes ou bien comparent des galles de formes analogues produites par des agents différents (galles en bourse d'Acariens ou de Diptères), etc. Le premier travail que l'on peut noter dans cet ordre d'idées est celui de Lacaze-Duthiers (1853) qui étudie différentes galles pour lesquelles l'absence du nom de l'agent vecteur rend plus difficile la reconnaissance des types gallaires. Parmi les plus importants travaux qui suivirent et en dehors de ceux d'auteurs déjà cités, indiquons les travaux de Prillieux, de Beyerinck, et de Weidel sur les galles de Cynipides, de Courchet limitées aux galles d'Aphidiens, de Fockeu, Molliard, Houard, Cosens, Maresquellé, etc, parmi bien d'autres travaux plus ou moins fragmentaires mais qui ajoutent la connaissance plus approfondie d'une nouvelle galle ou d'une série de galles aux cécidies déjà connues. Enfin les traités spéciaux publiés par Kuster en 1911 et Ross plus récemment, en 1932, sont consacrés en majeure partie aux zoocécidies; tout particulièrement le second auteur décrit plusieurs types gallaires qui lui permettent quelques comparaisons.

Mais, comme nous l'avons dit plus haut, dans tous ces travaux sur les zoocécidies d'Arthropodes, la partie cytologique est absente ou n'est envisagée que d'une manière incomplète ou superficielle.

Les zoocécidies d'Arthropodes seront étudiées dans l'ordre suivant :

a) Zoocécidies d'Acariens.

b) Zoocécidies d'Insectes.

Les Zoocécidies d'Insectes seront partagées en trois groupes suivant les familles zoologiques de leurs agents vecteurs:

1.- Hémiptéroécidies.

2.- Diptéroécidies.

3.- Hyménoptéroécidies

L'étude de chaque groupe sera précédé d'un historique particulier. Les principaux travaux effectués sur les galles dépendant de ces groupes, envisagés essentiellement sous l'angle cytologique, y seront décrits à l'exception de ceux, qui concernant spécialement les cécidies étudiées par nous, seront repris en tête de l'étude de chacune d'elles. Nous laisserons de côté, le plus souvent, dans ces récapitulations historiques, les travaux généraux d'auteurs déjà cités dans notre Historique des Zoocécidies d'Arthropodes.

CHAPITRE II

ZOOCECIDIES D'ACARIENS

Dans l'étude des Acarocécidies nous adopterons le plan suivant :

1° Résumé des travaux antérieurs effectués sur des Acarocécidies non étudiées ici.

2° Etude des Acarocécidies.

3° Aperçu général sur les Acarocécidies.

RESUME DES TRAVAUX ANTERIEURS EFFECTUES SUR DES ACAROCECIDIES NON ETUDIEES.

Les ouvrages généraux déjà cités décrivent, bien entendu, diverses acarocécidies mais les envisagent surtout du point de vue morphologique ou anatomique. Les ouvrages ou articles anciens qui s'intéressent plus particulièrement aux galles provoquées par ces Arthropodes sont eux-aussi surtout descriptifs; citons d'abord l'ouvrage de Nalepa paru en 1894 qui est " avant tout un travail de systématique zoologique " mais renferme, pour l'époque, une bibliographie complète sur ces parasites, ensuite les travaux de Thomas (1868) et de Lagerheim (1892).

Ce n'est qu'en 1894 que paraissent, avec un article de Molliard, quelques observations d'ordre cytologique. Le travail de Molliard " sur les modifications produites dans les épillets de *Bromus secalinus* L. infestés par le *Phytoptus dubius* Nal. " décrit dans les cellules épidermiques des glumelles transformées, de profonds changements. Dans le protoplasma, devenu très granuleux, des cellules épidermiques, le noyau devient énorme et se colore beaucoup plus énergiquement que le noyau des cellules profondes; la substance chromatique est disposée à la surface d'une sphère qui présente à son intérieur un très gros nucléole et se trouve percé de grandes fenêtres. On retrouve dans la thèse du même auteur, sur les cécidies florales, publiée l'année suivante, des indications cytologiques sommaires relatives aux notions d'hyperplasie cellulaire et d'hypertrophie cellulaire et nucléaire. La thèse de Fockeu parue en 1896, et son article de la Revue générale de Botanique de la même année, décrivent quelques acarocécidies mais ne renferment, à part les notions d'hyperplasie et d'hypertrophie cellulaire, aucune observation cytologique, comme d'ailleurs la plupart des travaux de cet auteur. L'année suivante paraissent de nouvelles recherches de Molliard. Il décrit pour le *Phytoptus geranii* qui provoque l'enroulement vers le bas de la feuille de *Geranium sanguineum* L. une hyperplasie par place des cellules de l'épiderme inférieur " qui se trouve au contact des *Phytoptus* et en subit le plus directement et le plus profondément l'action ". " Ces cellules se divisent active-

ment et se transforment chacune en un massif de cellules qui peuvent être jusqu'au nombre de 15 environ ". " Chacune de ces cellules offre un cytoplasme sans vacuoles, très granuleux, leur noyau est en tout semblable à celui des cellules saines ". Il ajoute " dans quelques cas très rares j'ai observé cependant une hypertrophie du noyau d'une de ces cellules ". Par contre la cécidie du *Cecidophyes Schlentendahl* sur *Geranium dissectum* montre des cas d'hypertrophie cellulaire et nucléaire: sous l'action du parasite les cellules épidermiques des feuilles, sépales, pétales, étamines et carpelles ainsi que leur noyau s'hypertrophient. Dans ces noyaux l'auteur observe des corps particuliers et plus tardivement " de grandes vacuoles semblables à celles du cytoplasma ". Sur la division nucléaire l'auteur écrit " il arrive souvent qu'il (le noyau) se divise sans formation correspondante de membrane et cette division s'opère par simple étranglement; on observe ainsi des cellules à 2 ou plusieurs noyaux ". La figure de cette amitose indiquée par l'auteur n'est pas absolument démonstrative, et le noyau peut-être simplement irrégulier de forme . " Il peut arriver que le nucléole ne se divise pas en même temps que le noyau; on a ainsi dans la cellule un premier noyau avec un nucléole et un ou plusieurs autres qui en sont dépourvus; cette division du noyau peut se répéter un certain nombre de fois et on peut avoir jusqu'à 5 ou 6 noyaux disposés côte à côte dans une cellule hypertrophiée. " " A côté de la division amitotique l'auteur admet une fragmentation nucléaire par suite de la lobulation du noyau. Remarquons en passant que les noyaux les plus fortement hypertrophiés représentés par l'auteur appartiennent surtout aux poils gallaires plutôt qu'aux cellules épidermiques. Enfin le noyau dégénère, la membrane nucléaire disparaît " en même temps que la substance chromatique est de moins en moins distincte et se colore d'une manière de plus en plus diffuse; le nucléole subsiste encore longtemps après la disparition complète de tous les autres éléments du noyau en même temps le cytoplasme fixe d'une manière diffuse les colorants de la chromatine ". Les autres exemples étudiés montrent des aspects analogues.

L'auteur conclut " ces modifications pathologiques ne sont pas particulières aux Acariens mais semblent être au contraire d'une grande généralité ". Cet article, intéressant, appelle néanmoins un certain nombre de réserves, par ex. l'expression de " noyaux accessoires " donnée à des " inclusions paraplasmiques, globuleuses. " Cependant pour la première fois les questions cytologiques ont été mises en avant et étudiées d'une manière moins incomplète que d'habitude.

Le même auteur publie en 1899 une note à l'Académie des Sciences sur des phytoptocécidies caulinaires internes et reprend cette étude en 1902 avec plus de détail. Il fait remarquer que " la plupart des Phytoptides vivent à la surface des organes végétaux " et " que le nombre de cas où ces parasites pénètrent à l'intérieur de feuilles est relativement peu considérable Plus rarement encore c'est à l'intérieur des tiges, mais uniquement dans le tissu cortical que vivent ces Acariens ". Dans le premier

exemple étudié, celui de *Pinus sylvestris* parasité par *Eryophyes pini*, les jeunes rameaux présentent des renflements plus ou moins marqués qui " peuvent atteindre jusqu'à 5 mm de rayon, et cet accroissement en diamètre est presque uniquement dû à une hypertrophie du parenchyme cortical ". A côté de l'ensemble subérophello-dermique dont le nombre d'éléments est plus élevé, le parenchyme primaire de l'écorce " comprend de 25 à 50 et même jusqu'à une centaine d'assises cellulaires constituées par des éléments tous semblables; ceux-ci proviennent du cloisonnement des cellules parenchymateuses de l'écorce qui ont subi l'action cécidogène à une époque où elles étaient encore toutes identiques ". " C'est aux dépens de ces cellules que les parasites se nourrissent et il apparaît rapidement dans le tissu infesté de grandes lacunes produites par la mort et la dessiccation des cellules qui ont servi à leur développement; les parois de ces dernières se sclérifient ". " Le cylindre central n'est jamais envahi par l'*Eryophyes* et ne subit pas de modifications analogues à celles que nous venons de signaler pour l'écorce " ou du moins elles sont bien plus faibles. Les zones du bois sont plus épaisses et parfois les canaux sécréteurs sont aussi modifiés: les cellules sécrétrices pouvant se multiplier et obturant la lumière du canal. La deuxième galle étudiée est celle d'*Eryophyes Obiones* sur *Obione pedunculata*: " elle se présente à l'état de renflements situés de distance en distance sur les rameaux de l'inflorescence ". " Lorsque l'action de l'*Eryophyes* se fait sentir elle détermine dans tous les tissus de l'écorce, y compris souvent le collenchyme, une division très active.... les cellules résultant de cette division (renferment) un noyau moins volumineux que dans les cellules corticales normales et beaucoup plus fusiforme ". " L'hypertrophie peut s'étendre à un certain nombre de rayons médullaires et même à certains faisceaux libéro-ligneux et de là à la moelle " mais " quelle que soit l'origine du tissu gallaire les cellules qui le constituent et sont au contact direct de l'*Eryophyes* ne tardent pas à se vider et à se dessécher et il apparaît ainsi des lacunes qui vont s'agrandissant, si bien que dans une galle agée on ne reconnaît plus que les faisceaux restés normaux et qui se trouvent isolés par la destruction de l'écorce et des rayons médullaires modifiés ". L'auteur conclue " que toutes les cellules sans exception peuvent être transformées par l'action parasitaire mais à condition qu'elles ne soient pas encore trop profondément différenciées dans le sens normal ". Les observations cytologiques dans ces deux articles restent encore sommaires; par ailleurs il n'est pas question de tissu nourricier particulièrement bien marqué; on peut en conclure que la structure de la galle est encore simple .

La thèse de Houard (1903) sur les pleurocécidies caulinaires, travail essentiellement anatomique, signale au passage pour *Eryophyes pini* une hyperplasie et une hypertrophie des cellules corticales; dans le travail du même auteur sur les acrocécidies paru en 1904 on ne relève aucune autre indication cytologique.

Le traité de Küster (1911) "die gallen der pflanzen" donne quelques indications zoologiques sur les Acariens; si, dans le cours de son livre, il décrit plusieurs acarocécidies le point

de vue cytologique est laissé de côté.

Le travail de Cosens (1912) sur des galles américaines renferme des descriptions d'acarocécidies . Les types gallaires constituent, d'après l'auteur, une série allant du simple erineum à la galle en bourse, qui peuvent s'expliquer par une augmentation graduelle de l'intensité du stimulus cécidogène. La stimulation dans certains cas ne s'étend pas au-delà de l'épiderme attaqué mais dans d'autres cas traverse le mésophylle de la feuille; alors la distinction entre parenchyme palissadique et parenchyme lacuneux disparaît. Les poils formés dans ces galles n'ont, d'après l'auteur, rien de bien particulier et se retrouvent dans les autres parties de la plante .

En 1924 paraît un article important de Nemec sur les galles d'Eryophyides. Pour Nemec les Eryophyides présentent trois types fréquents de galles : enrroulement du bord de la feuille, galles en forme de bourse, galles en forme d'erineum. Dans le premier exemple étudié qui est une acarocécidie de bourgeon dû à Eryophyes Thomasi sur Thymus serpyllum l'auteur n'observe que des divisions normales du noyau avec cloisonnement de la cellule; cependant il remarque des cellules binucléées très rares dont les deux noyaux, admet-il, peuvent fusionner. La galle d'E. padi sur Prunus spinosa montre des anomalies : augmentation de volume des noyaux, formation de cellules binucléées par absence de la nouvelle paroi, avec possibilité de fusion des noyaux; dans les figures de mitose il observe des aspects polyploïdes à côté de divisions normales. Enfin pour E. tetratricus il note que dans toutes les cellules de la galle les noyaux sont plus grands que dans le tissu ordinaire; nous résumerons plus loin le travail de l'auteur sur la cécidie d'E. tiliae. Il décrit enfin d'autres acarocécidies mais tantôt il admet des hypertrophies nucléaires accompagnées parfois d'anomalies mitotiques, tantôt comme pour E. truncatus et E. tetranotrix les noyaux sont seulement faiblement agrandis et les cellules ne présentent pas de particularités.

Kendall en 1930 étudie quelques galles d'Eryophyides. L'auteur, après en avoir donné une description morphologique, signale des modifications anatomiques comme la disparition des parenchymes palissadique ou lacuneux et leur transformation en mésophylle homogène. Son travail comporte aussi un certain nombre d'observations cytologiques que nous allons résumer. Dans la première galle qu'étudie Kendall, celle d'Eryophyes eucricotès multistriatus Ken, sur Lycium halimifolium Mill. (sortes de protubérances foliaires), les cellules subjacentes à l'épiderme détruit montrent un certain nombre de modifications : le cytoplasme est plus dense et d'aspect granuleux, les vacuoles petites et nombreuses, les noyaux plus gros et les nucléoles plus nets. Quand l'Acarien pénètre dans la feuille, les cellules dont il se nourrit présentent les mêmes transformations que ci-dessus et de plus voient leurs dimensions s'accroître; les mitoses observées sont normales. Dans la seconde acarocécidie, celle de E. rudis dissimilis Ken, sur Betula lutea Michx (déformation des bourgeons foliaires.), Kendall observe des

aspects cellulaires analogues mais ici les mitoses montrent quelquefois comme irrégularité, des chromosomes retardataires; cependant il est rare que ces irrégularités aboutissent à des redoublements du nombre de chromosomes ou à l'apparition de plusieurs noyaux dans les cellules. Sur *Celtis occidentalis* L., *E. celtis* Ken. provoque l'apparition de balais de sorcière en association avec un fungus; dans les cellules sucées par l'Acarien le cytoplasme est finement vacuolaire, le noyau plus gros prend une forme anormale (les figures que donne l'auteur ne sont pas particulièrement suggestives quant aux formes anormales des noyaux). Enfin les cellules adjacentes peuvent s'hypertrophier tandis que, au voisinage du parasite, s'observent des irrégularités mitotiques (chromosomes retardataires, cellules binucléées, divisions avec deux fuseaux, par ex.) Il nous semble que la présence du fungus ne permet pas d'attribuer à coup sûr ces anomalies uniquement à l' Eryophyide.

Enfin l'acarocécidie d'*E. fraxinovor* *americanus* Kenn. sur *Fraxinus americana* L. (déformation des bourgeons) montre que les cellules directement attaquées par le parasite ou adjacentes à ces cellules peuvent être hypertrophiées, présenter des figures irrégulières et renfermer plusieurs noyaux. Les quelques assises sous-jacentes, formées de petites cellules, et dans lesquelles les mitoses sont normales, renferment des noyaux relativement gros. En définitive dans cet article si l'auteur observe en grande majorité des mitoses régulières, le cas échéant se présentent aussi des anomalies nucléaires et mitotiques. Le même auteur en collaboration avec Kostoff (1929) signale des irrégularités méiotiques dans les fleurs de *Lycium halimifolium* Mill. parasitées par des Eryophyides.

En 1932 Ross dans son traité " Praktikum des Gallenkunde " consacre un chapitre aux Acariens et décrit, très rapidement d'ailleurs, un certain nombre d'acarocécidies. Il se produit une homogénéisation des parenchymes dont les cellules se divisent activement dans toutes les directions; de plus celles placées du côté de la cavité gallaire restent plus petites, les autres, externes, devenant plus grandes. L'auteur renvoie, comme il le fait souvent pour le point de vue cytologique, à d'autres auteurs, ici à Nemec, dont nous avons ci-dessus résumé l'article .

ETUDE DES ACAROCECIDIES .

Les acarocécidies étudiées intéressent trois espèces ligneuses : *Tilia sylvestris* Desf., *Acer pseudo-platanus* L., *Salix viminalis* L. et sont toutes dues aux Acariens strictement phytophages du genre Eryophyes. Elles sont en communication directe avec l'extérieur et présentent entre elles de grandes analogies.

I.- CECIDIE D'ERYOPHYES TILIAE Pagenst sur TILIA SYLVESTRIS Desf.

On suivra pour cette cécidie le plan ci-après :

- 1° Recherches antérieures.
- 2° Description de la cécidie.
- 3° Etude anatomique.

On considérera d'abord la structure de l'organe normal puis celle de la cécidie elle-même .

- 4° Etude cytologique : elle sera subdivisée en

- noyau et mitose
- cytoplasme et vacuoles.
- chondriome.

- 5° Etude cytologique du parasite : ce paragraphe sera généralement très bref.

- 6° Aperçu sur la formation de la cécidie.

Ce plan sera en général appliqué aux autres cécidies.

1° RECHERCHES ANTERIEURES .

On connaît de l'Acarien gallicole *Eryophyes tiliae* plusieurs variétés (*typicus*, *liosoma*, *exilis*, par ex.) engendrant des types de galles un peu différents. Celle étudiée ici est provoquée par la variété *typicus*, appelée autrefois de noms bien différents parmi lesquels on trouve ceux de *Phytoptus tiliae* Pagen. et *Ceratoneon extensum* de Bremi.

Cette cécidie a été décrite dans de nombreux ouvrages généraux, mais les premières indications cytologiques sont dues à Nemec. Pour cet auteur les noyaux de la galle sont plus grands que ceux du mésophylle normal et, sauf dans la région interne et la couche nutritive, cette augmentation est due à une croissance du noyau. Dans les deux zones mises à part l'augmentation de volume, au contraire, est engendrée par des anomalies : le noyau se divise par caryocinèse mais la membrane cellulaire ne se formant pas les deux noyaux résultants fusionnent, d'où restitution d'un gros noyau. L'auteur décrit aussi la coexistence dans une même cellule de deux mitoses dont les quatre noyaux-fils reconstituent après fusion un noyau géant irrégulier; celui-ci parfois se divise en donnant lieu à des figures mitotiques anormales.

D'après Küster si la galle jeune renferme un peu partout des poils, dans la galle agée ils se localisent à sa base; il note la présence de fibres au sommet de la cécidie.

Cette acarocécidie est aussi signalée par Ross qui constate la disparition du parenchyme lacuneux et palissadique par suite de la division des cellules du mésophylle . Il précise que les cellules augmentent de taille de la face externe de la galle jusqu'au milieu de sa paroi puis diminuent. Les cellules épidermiques internes sont assez grosses et à cuticule mince. Les stomates

manquent. Il note enfin la présence de cellules à mucilage et à tanin.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE.

a) aspect morphologique (I).

Cet Acarien provoque l'apparition, sur la feuille de *Tilia sylvestris* Desf., d'un très grand nombre de cécidies de forme conique ou en doigt de gant, qui se dressent verticalement sur la face supérieure du limbe, et dont le sommet aigu ou arrondi, se recourbe parfois en crochet plus ou moins prononcé. Ces cécidies, dont la couleur rouge tranche très nettement sur le vert sombre de la feuille, sont tantôt groupées, formant alors des plages très colorées, tantôt isolées. Leur hauteur, variable, n'excède pas en moyenne 5 mm. Ce sont, semble-t-il, les feuilles inférieures de l'arbre qui sont le plus souvent touchées.

b) en coupe.

La coupe longitudinale (PL I fig.I) montre une cavité parasitaire qui répète la forme extérieure de la galle et s'ouvre à la face inférieure du limbe par un goulot court, étroit, de forme tubulaire, obstrué par un feutrage de longs poils cylindriques unicellulaires. Ces poils, très nombreux dans le goulot et au voisinage de l'ouverture, sont plus rares dans la cavité gallaire; dans cette dernière sont logés, placés contre les parois, les parasites.

3° ETUDE ANATOMIQUE.

a) structure du limbe normal.

La feuille normale renferme un parenchyme palissadique et un parenchyme lacuneux traversés par les éléments conducteurs et bordés chacun par un épiderme cutinisé. Les seuls faits à noter sont la présence d'une ou deux assises de cellules palissadiques, les nombreuses lacunes du parenchyme lacuneux, les grandes dimensions des cellules épidermiques, enfin la présence de tanin dans tous les tissus.

b) structure de la cécidie.

Une coupe longitudinale passant par l'axe de la cécidie montre que la feuille s'épaissit aux abords de la galle; les cellules deviennent plus nombreuses, plus grandes, s'arrondissent, les lacunes se comblent, les assises cellulaires se multiplient, et par suite disparaît la structure bifaciale classique du limbe normal. On voit, en particulier, les cellules palissadiques qui se sont multipliées, devenir de plus en plus courtes et passer enfin

(I) Nous nous permettons de renvoyer le lecteur, pour la morphologie externe, aux dessins du catalogue de Houard.

au type arrondi ou polyédrique qui caractérise les cellules du mésophyle devenu maintenant homogène. Il se manifeste donc une hyperplasie très nette qui se retrouve à la base même de la cécidie; dans cette partie massive les cellules parenchymateuses qui entourent le goulot se dirigent ~~perpendiculairement~~ à la direction de la galle, c'est-à-dire perpendiculairement au limbe; de dimensions assez grandes, nettement disposées en files régulières, elles montrent une superposition très nette, parfois troublée cependant par la présence des éléments conducteurs. Ces cellules s'arrondissent au voisinage de la cavité gallaire. Tout à la base du goulot, autour de l'ouverture, se remarquent des cellules d'allure mortifiée - l'épiderme paraît avoir disparu - au-delà desquelles se situent quelques assises de cellules plates, superposées, d'allure cambiale. Ce cambium (I) qui entoure plus ou moins complètement l'ouverture participe en faible partie à la formation de la région basale de la cécidie voisine de l'ouverture et indique le lieu du dépôt de l'oeuf par l'Acarien.

Le goulot lui-même n'est pas exactement cylindrique et des renflements, des lobes irréguliers, contribuent avec les poils à l'obturer, imparfaitement d'ailleurs. Le long du canal d'ouverture les cellules épidermiques sont de grande taille, et souvent plus hautes que larges; un certain nombre d'entre elles s'allongent en poils longs unicellulaires, à membrane très cutinisée pour la plupart, qui s'entremêlent et forment un feutrage dense; ces poils longs et pointus dépassent 300 microns de longueur. La feuille normale porte également des poils, mais ceux-ci sont moins longs (au maximum 225 microns) et possèdent, semble-t-il, une membrane plus épaisse que les poils appartenant à la galle; les cellules épidermiques normales correspondantes sont, par ailleurs, plus petites.

La partie principale de la galle est constituée par la grande cavité larvaire limitée par une paroi d'épaisseur irrégulière, relativement mince, supérieure cependant à celle du limbe normal (PL.I fig.2). L'épiderme qui tapisse la cavité larvaire continue l'épiderme inférieur de la feuille; ses cellules toujours régulières et parmi lesquelles peuvent s'observer des stomates, sont plus grandes que les cellules correspondantes; leur cuticule est mince et quelques-unes s'allongent en poils. L'épiderme externe qui correspond à l'épiderme supérieur de la feuille, montre des cellules légèrement hypertrophiées et dont la face externe mammelonnée est protégée par une cuticule plus épaisse; ces cellules sont particulièrement riches en précipités tannifères. Entre les deux épidermes s'intercale un parenchyme formé de cellules hypertrophiées, disposées sans ordre au sommet de la cécidie, arrangées à peu près en files parallèles à l'axe de la cécidie sur ses côtés. On remarque dans ce parenchyme que les cellules situées au voisinage de l'épiderme de la chambre larvaire (c'est-à-dire les deux ou trois premières assises) sont, dans l'ensemble, analogues aux cellules de cet

épiderme. A partir de ces assises et en se dirigeant vers l'extérieur, les autres cellules qui composent ce parenchyme s'accroissent faiblement; cependant certaines d'entre elles, externes, peuvent atteindre de plus grandes dimensions. On constate donc, en gros, une hypertrophie centrifuge des cellules. Ces observations concordent avec celles de Ross. Dans ce parenchyme des cellules apparaissent remplies de précipités de tanin, plus particulièrement abondant dans certaines régions de la cécidie (assises sous-épidermiques et par plagues); au voisinage de la cavité gallaire passent les éléments conducteurs dont les vaisseaux appartiennent au type rayé. On remarque, enfin, plus près de l'épiderme externe, du haut en bas de la cécidie, la présence de grandes cellules isolées ou groupées, ou encore de lacunes, remplies d'une substance mucilagineuse, se colorant en rose par le carmin, en gris par l'hématoxyline; dans cette substance mucilagineuse, probablement due à la gélification des parois, on distingue parfois à la périphérie une striation concentrique tandis que la région centrale, plus sombre, correspond à la cavité cellulaire restante. Ces masses gélifiées ne sont pas biréfringentes, ce sont donc des composés pectiques qui les constituent et non des composés celluloseux. Le contour des lacunes, irrégulier, anguleux avec des restes de membrane, permet de penser qu'elles prennent leur origine dans la fusion de plusieurs cellules mucilagineuses. La présence de pareilles formations n'a en soi rien de bien particulier puisqu'on peut les retrouver dans la feuille normale; il était cependant bon de les signaler vu leur nombre et leur importance.

En résumé on est en présence d'une cécidie toujours ouverte montrant des phénomènes d'hyperplasie qui entraînent l'homogénéisation des parenchymes; en même temps une action hypertrophisante se fait sentir sur les cellules, d'autant plus forte qu'elles sont plus éloignées de la cavité parasitaire: les cellules épidermiques internes le sont peu tandis que les cellules parenchymateuses le sont davantage. Ces deux actions: hyperplasie, hypertrophie, vont se retrouver dans l'ensemble des cécidies étudiées, avec des modalités diverses.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

Au point de vue cytologique on envisagera d'abord le noyau quiescent normal et le noyau quiescent des cellules gallaires, puis la mitose et enfin le cytoplasme et le chondriome.

a) le noyau et la mitose.

Le noyau quiescent normal, observé dans les tissus de la feuille (PL.I fig.3) présente une forme régulière, arrondie ou elliptique, et se colore normalement en violet au Feulgen, après fixation au Helly. Sur le suc nucléaire coloré en rose, se détachent de nombreuses granulations chromatiques rouge violacé qui sont les chromocentres; ceux-ci se disposent le plus souvent contre la paroi mais généralement deux ou trois font exception et restent accolés au

nucléole, lui-même de petite taille. Enfin il semble qu'un léger et fin réseau soit présent réunissant les chromocentres entre eux; ce réseau se distingue mieux dans les cas où la caryolymphe est peu colorée.

Le noyau quiescent dans les tissus gallaires (épidermes ou parenchymes) est de même forme et de même structure que le noyau normal, légèrement plus gros que celui-ci au niveau de l'épiderme de la cavité gallaire (PL. I fig. 4) son volume s'accroît faiblement de l'intérieur vers l'extérieur au sein du parenchyme de la paroi (PL. I fig. 5). Il y a donc hypertrophie nucléaire mais très limitée et sans modification de la structure; elle paraît due uniquement à l'augmentation du suc nucléaire. Cependant le nucléole paraît quelquefois plus gros que le nucléole normal, ce qui, pour certains savants, indique une activité nucléaire plus intense.

Les figures de mitose s'observent surtout du côté interne de la paroi, tout particulièrement dans l'épiderme qui tapisse la cavité gallaire; du côté externe elles sont plus rares. Les divers stades de la mitose : prophase, métaphase, anaphase, télophase, sont représentés et leur déroulement est normal; le fuseau est présent. Il n'y a donc pas d'anomalies mitotiques à signaler.

Dans les poils le noyau très hypertrophié (PL. I fig. 6 a et b) renferme un suc nucléaire clair et paraît plus chromatique; en effet les chromocentres, peut-être plus nombreux, sont plus marqués; le réseau toujours léger est également plus net. Le nucléole, qui présente des inclusions, est lui-même très hypertrophié. Nous n'avons jamais vu dans ces poils, qui sont d'ailleurs unicellulaires, des figures de mitose; le mécanisme de l'hypertrophie semble donc résider dans un simple gonflement du noyau consécutif à une augmentation de la quantité de chromatine du noyau: il y aurait donc synthèse de cette substance à l'intérieur même de cet organe, sans qu'apparaissent les chromosomes. Nous qualifierons cette synthèse de "synthèse intranucléaire directe" de chromatine.

En résumé cette cécidie montre des modifications cytologiques peu profondes limitées à une faible hypertrophie nucléaire sauf dans les poils tecteurs de la région interne de la cécidie où les noyaux atteignent de plus grandes dimensions; enfin les mitoses restent normales.

b) Le cytoplasme.

C'est tout d'abord l'épiderme qui tapisse la cavité gallaire puis les deux ou trois assises sous-jacentes qui possèdent les cellules les plus riches en cytoplasme. Au-delà, dans le parenchyme de la paroi, il se localise à la périphérie des cellules, devient pariétal, tandis qu'augmente le volume vacuolaire.

En définitive le parasite provoque un enrichissement

en matière vivante des cellules placées à son voisinage. Ces cellules sont donc intéressantes par leur abondance en cytoplasme mais aussi, comme on l'a vu plus haut, par le fait que les divisions s'y poursuivent alors que le reste de la cécidie n'en montre pratiquement plus. Ces cellules forment un tissu doué d'une activité particulière, placé au contact des parasites et, comme le pense Lameere, utilisé par eux grâce à "deux glandes salivaires à canal excréteur très allongé, produisant une salive permettant la digestion des chloroplastes qui servent de nourriture à ces Arachnides". On lui donne le nom de tissu nourricier.

c) le chondriome.

Le chondriome a été étudié dans les différentes parties de la cécidie. Dans sa région basilaire le chondriome présente à la fois des batonnets et des grains mais avec prédominance des premiers; ceux-ci se rencontrent principalement le long des parois, parfois aussi dans les travées cytoplasmiques, soit en groupe soit isolément; à côté s'observent des plastes de grande taille garnis de plusieurs grains d'amidon. Dans le doigt de gant lui-même les cellules épidermiques internes, intéressantes à cause de leur proximité avec le parasite, paraissent plus riches en chondriosomes (PL. I fig. 7) qui sont toujours des batonnets et des grains; les cellules du parenchyme voisin, moins riches, présentent le même type de chondriome (PL. I Fig. 8) auquel s'ajoutent des plastes (PL. I Fig. 9) analogues à ceux déjà décrits. L'aspect est le même dans les cellules placées au sommet de la galle.

Le chondriome gallaire est donc partout du même type et présente le cas échéant, d'une manière normale, des plastes.

Les cellules de la feuille normale montrent ce même type de chondriome : batonnets peu allongés, accompagnés de quelques grains et le cas échéant de plastes analogues. Le chondriome normal est donc semblable au chondriome gallaire; aucune modification n'est apportée par l'Acarien à ces organites.

Quant aux poils qui tapissent l'épiderme interne, tout particulièrement nombreux dans la région de l'ostiole, on y observe aussi le chondriome banal de la cécidie, mais plus abondant.

5° LE PARASITE.

L'Eryophyide est généralement, dans les coupes, de petite taille et montre un contour irrégulier et comme mamelonné. Il renferme un nombre très élevé de corpuscules de faibles dimensions souvent groupés en plages compactes, ayant nettement réagi au Feulgen: ce sont des noyaux. Il est difficile de préciser leur structure. A côté de ces noyaux minuscules on aperçoit, disséminés dans le corps du parasite, un nombre peu élevé de noyaux nettement plus grands, dont les dimensions peuvent atteindre quatre fois celles des petits noyaux. Leur suc nucléaire est rosé et à leur périphé-

rie se détachent, en violet foncé des plages chromatiques beaucoup plus colorées; on ne voit pas le nucléole.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE.

Celle-ci n'intéresse, sur la feuille, qu'une zone très localisée; le reste du limbe, ne réagissant pas, forme une sorte de cadre rigide et la galle ne pouvant s'étaler s'élève en hauteur, d'où son aspect en doigt de gant. Les mitoses éparpillées le long de la paroi, du côté interne, et du côté externe l'hypertrophie des cellules, contribuent à l'élévation de la cécidie. L'emplacement des mitoses est en relation probable avec la position des parasites.

II.- CECIDIE D'ERYOPHYES MACRORHYNCHUS Nal. sur ACER PSEUDO-PLATANUS L.

I° RECHERCHES ANTERIEURES.

Comme la précédente cette cécidie a été signalée dans plusieurs ouvrages généraux. Nous nous contenterons de citer la thèse de Fockeu qui en décrit la structure anatomique et distingue dans la paroi, sans y apporter toutefois l'attention nécessaire, la présence de "deux zones caractérisées par les dimensions différentes de leurs éléments : la zone externe à cellules plus grandes, la zone interne à cellules plus petites. Vers le sommet cette distinction ne peut plus s'établir, tout le parenchyme est formé par un tissu homogène". Toutefois l'auteur n'apporte pas d'autres précisions sur la cytologie de la cécidie. Le plus récent travail qui est celui de Ross ne comporte pas plus que ceux qui l'ont précédé d'indications cytologiques; tout au plus l'auteur indique qu'au point de vue anatomique elle ne présente rien de bien particulier par rapport à la cécidie d'Eryophyes tiliae.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE.

a) aspect morphologique.

Les cécidies que provoque cet Eryophyide ressemblent beaucoup à celles de l'Eryophyes tiliae; elles sont cependant plus courtes (1 à 2 mm.) et plus bombées. Colorées en rouge et très nombreuses, elles se répartissent sur toute la surface du limbe sauf au niveau des nervures. Ce sont aussi des galles ouvertes.

b) en coupe.

La coupe longitudinale montre que la cécidie, de forme subsphérique, s'ouvre à l'extérieur par un large goulot tapissé de longs poils unicellulaires, effilés à leur extrémité. Sa paroi, irrégulière, est plus épaisse à la base qu'au sommet. En général il n'y a qu'une seule cavité gallaire; par exception on peut en observer, creusée dans la paroi, une seconde renfermant elle-aussi des parasites. La cavité gallaire ne montre pas de poils tecteurs. En somme, cette cécidie est très voisine de celle provoquée chez le

Tilleul par Eryophyes tiliae.

3° ETUDE ANATOMIQUE.

a) structure du limbe normal.

La feuille d'Acer pseudo-platanus possède une structure classique avec un parenchyme palissadique, constitué le plus souvent par une assise de cellules, et un parenchyme lacuneux banal. L'épiderme supérieur présente des cellules à surface régulière tandis que celles de l'épiderme inférieur, plus allongées et irrégulières sont d'aspect papilleux.

b) étude de la cécidie.

On passe insensiblement du limbe normal à la base de la galle, où l'on observe un remaniement profond des parenchymes; les cellules palissadiques se divisent, diminuent de taille et passent ainsi à la forme arrondie qui leur permettra de ne faire avec le parenchyme lacuneux - dont les lacunes se combleront - qu'un parenchyme homogène.

La cécidie proprement dite, largement ouverte à sa base, montre un socle moins épais que celui de la cécidie précédente; elle est revêtue (PL. I Fig. 10) par un épiderme banal fortement cutinisé, aux cellules plus grandes que celles de l'épiderme normal, plus allongées surtout. Cet épiderme recouvre deux ou trois assises de cellules fortement hypertrophiées, arrondies ou anguleuses, aux membranes plus épaissies, séparées par des méats. Il vient ensuite une ou deux assises de cellules semblables mais moins grandes et enfin une dernière zone, constituée par de toutes petites cellules, et qui se révèle comme une région de forte prolifération. Ces cellules, très serrées, extrêmement nombreuses, quoique ne formant que trois ou quatre assises en profondeur, sont bordées par les cellules épidermiques qui tapissent la cavité gallaire. Ces dernières très régulières, sont de taille semblable aux cellules sousjacentes, leur ressemblent et constituent le tissu nourricier. Enfin les éléments conducteurs - les vaisseaux sont ici spiralés ou rayés - cheminent à la limite interne de la zone à grandes cellules. On rencontre ça et là des cellules à tanin.

L'ouverture gallaire, large et régulière, dépourvue de lobes, bordée de cellules ordinaires, est riche en longs poils unicellulaires formant feutrage. Ceux-ci, quelquefois légèrement étranglés à leur base, de section circulaire ou elliptique sont des cellules épidermiques très allongées et aigües, à membrane fortement épaissie. Ces poils rares dans la cavité gallaire ne paraissent pas exister sur le limbe normal.

D'après la vue d'ensemble de la cécidie il apparaît que le parenchyme palissadique normal concourt surtout à la formation du parenchyme à grandes cellules, par division des cellules d'abord puis par hypertrophie; à ces cellules peuvent s'en ajouter d'autres

provenant des assises profondes du parenchyme lacuneux; enfin les assises les plus externes du même parenchyme contribuent par de nombreuses divisions à l'apparition de la zone de prolifération. On reste cependant frappé du peu d'augmentation d'épaisseur de la paroi de la cécidie par rapport au limbe normal; ceci s'explique par le petit nombre d'assises de cellules hypertrophiées et par les faibles dimensions des cellules hyperplasiées.

En résumé on retrouve ici aussi les phénomènes d'hyperplasie et d'hypertrophie mais nettement plus séparés que dans la cécidie précédente : on constate au voisinage de la cavité gallaire le maintien des phénomènes d'hyperplasie cellulaire tandis que la région externe de la paroi de la galle est surtout le siège de phénomènes d'hypertrophie. A la limite des deux zones les cellules sont de taille intermédiaire.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE .

a) le noyau et la mitose.

Le noyau normal est du type semi-réticulé; la chromatine apparaît sous forme de nombreux chromocentres de très petite taille, irrégulièrement répartis et reliés entre eux par des tractus dont quelques-uns apparaissent plus marqués; plus colorés que les autres; deux ou trois chromocentres, plus gros, sont en relation avec le nucléole; enfin la caryolymphe est d'un rose très net et le contour général du noyau régulier .

Les cellules épidermiques externes de la cécidie renferment un noyau souvent lenticulaire mais de structure identique à celui déjà décrit; dans les grandes cellules situées au-dessous il est parfois très allongé, aplati contre la paroi, par suite de la pauvreté de la cellule en cytoplasme; d'autres fois arrondi et alors un peu plus grand que le noyau normal, mais de même structure. Quant au noyau de la zone à petites cellules il est arrondi ou allongé, avec un léger réseau chargé de chromocentres, et pourvu d'un petit nucléole entouré d'une auréole périnucléolaire; rempli d'un suc nucléaire rose, il a tout à fait l'allure d'un noyau normal. Les noyaux des cellules de l'épiderme qui tapisse la cavité gallaire sont identiques. On constate comme dans la cécidie précédente une augmentation progressive quoique limitée du volume des noyaux de l'intérieur vers l'extérieur de la cécidie. Cette hypertrophie, qui ne modifie pas la structure chromatique paraît devoir être attribuée à un simple gonflement du noyau, dû à l'accroissement du suc nucléaire; du reste on n'observe pas d'anomalies mitotiques, les stades de la mitose sont classiques et leur mécanisme normal.

Les poils, véritables néo-formations puisque l'épiderme normal n'en possède pas renferment des noyaux de dimensions diverses; ces variations ne sont toutefois pas en relation avec les dimensions des poils qui sont tous à peu près semblables. Ces noyaux sont, les uns arrondis, à peine plus gros que les noyaux épidermiques voisins et leur structure banale, les autres, allongés ou aplatis, nettement hypertrophiés (PL. I Fig.II a et b); dans ces

derniers le suc nucléaire reste nettement rose et leur structure analogue à celle du noyau normal; mais les travées chromatiques y sont plus nettes et leurs chromocentres sont légèrement plus gros. Il y a là une action hypertrophiante très nette sur le noyau mais qui est irrégulière. Le fait que les noyaux des poils gallaires sont hypertrophiés à des degrés divers paraît apporter aussi une confirmation à l'hypothèse d'un simple gonflement de leur noyau, d'autant plus que nous n'avons pas observé de mitoses dans ces poils. Ce gonflement serait comme dans le cas précédent consécutif à une augmentation de la quantité de chromatine.

En résumé l'hypertrophie nucléaire est faible et seuls les poils peuvent comme dans la cécidie d'*Eryophyes tiliae* posséder un gros noyau.

b) le cytoplasme.

Il est dense dans les petites cellules voisines de la cavité larvaire qui constituent le tissu nourricier; par contre il est creusé de grandes vacuoles dans les cellules de la zone externe; il occupe alors une position pariétale. Enfin il est relativement abondant dans les poils, cependant il apparaît contracté dans ces derniers quand leur noyau est pycnotique.

c) le chondriome.

Le chondriome de la feuille normale présente suivant les régions envisagées des aspects différents. Dans les épidermes, et tout spécialement dans l'épiderme inférieur, ce sont, en nombre à peu près équivalents, des grains ou de courts batonnets, droits ou le plus souvent arqués. Dans le parenchyme palissadique le chondriome se présente sous forme de grains accompagnés de volumineux plastes bourrés d'amidon. Il y est d'ailleurs difficile à observer par suite du nombre élevé de plastes et de la présence de granulations de tanin. Les cellules du parenchyme lacuneux ont un chondriome semblable, formé de mitochondries et de plastes volumineux mais moins nombreux que dans les cellules en palissade.

Dans le parenchyme gallaire à grandes cellules on retrouve des mitochondries et des plastes; ces derniers, en général, plus petits que dans le parenchyme foliaire normal. Les assises cellulaires les plus externes de ce parenchyme renferment à côté de volumineuses masses de tanin, des plastes et des mitochondries, celles-ci parfois agencées en courts chapelets de trois à cinq grains. Dans les cellules moins hypertrophiées de la région moyenne il y a davantage de plastes, moins de tanin tandis que la densité en chondriosomes proprement dits s'élève; enfin dans la zone de prolifération le chondriome reste granuleux et est associé à des plastes peu volumineux dans des cellules pauvres en tanin.

Le chondriome des poils, visible dans les poils jeunes à membrane mince est entièrement granuleux; les poils âgés ne renferment dans une membrane épaisse que du cytoplasme mort.

En définitive le chondriome n'affecte pas de forme particulière; il est, dans la cécidie, surtout granuleux.

5° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE .

Sa formation est analogue à celle de la cécidie précédente et fait appel aux mêmes hypothèses.

III.- CECIDIE D'ERYOPHYIDE sur SALIX VIMINALIS L.

1° RECHERCHES ANTERIEURES.

De cette cécidie Houard ne donne aucune indication bibliographique du fait de l'indétermination de l'Eryophyide. Vu son aspect morphologique, cette galle pourrait être attribuée à Eryophyes truncatus pour la cécidie duquel Fockeu ne donne que des renseignements d'ordre anatomique: il indique en particulier, comme dans la galle précédente, l'existence de deux zones de cellules: l'une, externe à grandes cellules; l'autre, interne, à petites cellules. Nemec, lui, n'observe dans cette cécidie que des noyaux faiblement agrandis .

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique.

Cette cécidie diffère très nettement des deux cécidies précédentes. Il s'agit cette fois, non d'un soulèvement en doigt de gant, mais d'un simple enroulement très localisé de la bordure de la feuille. Celle-ci allongée et aigüe, porte sur ses deux bords, jusqu'à vingt ou vingt-cinq de ces petites galles; le reste du limbe n'est pas déformé.

L'enroulement est plus ou moins prononcé; il peut présenter, au milieu de la cécidie, un tour de spire complet ou bien consister en un simple recourbement du bord de la feuille sur le limbe. Cet enroulement, moins marqué aux extrémités de la galle qu'en son centre, pour une galle donnée, se fait toujours dans les échantillons recueillis vers la partie supérieure de la feuille; par conséquent la cavité gallaire est tapissée par l'épiderme supérieur du limbe, tandis que la cécidie est recouverte extérieurement par l'épiderme inférieur . On est encore une fois en présence d'une cécidie ouverte.

b) en coupe.

La coupe transversale (PL.I Fig. I2) montre que l'enroulement du bord marginal de la feuille laisse un espace qui constitue la cavité gallaire où se logent les Eryophyides. A ce niveau le limbe s'épaissit irrégulièrement . Quelques poils, relativement peu nombreux, se placent à l'entrée.

2° ETUDE ANATOMIQUE .

a) de la feuille normale.

La structure de la feuille normale est la suivante.

a) deux épidermes, supérieur et inférieur, aux cellules rectangulaires cutinisées, allongées parallèlement au limbe et régulièrement disposées.

b) un parenchyme palissadique presque toujours à deux rangées de cellules. La plus externe est riche en tanin.

c) un parenchyme lacuneux, aux lacunes peu nombreuses, formé de cellules arrondies ou allongées. Sa hauteur est inférieure à celle du parenchyme palissadique; quelques cellules renferment du tanin.

b) étude de la cécidie.

Comme dans l'exemple précédent le mésophylle gallaire, protégé par les épidermes fortement cutinisés, présente deux régions nettement distinctes, qui diffèrent entre elles par la forme et les dimensions cellulaires.

Dans la région centrale de la cécidie (PL.I Fig.13) les cellules de l'épiderme externe sont nettement plus grandes dans l'ensemble que les cellules normales; il en est de même des cellules sous-jacentes qui viennent du parenchyme lacuneux et forment une première zone de cellules nettement hypertrophiées, à l'extérieur de la cécidie. Dans la région interne correspondant au parenchyme palissadique les cellules sont de petite taille, très nombreuses, disposées en files ou d'une manière désordonnée; elles constituent une seconde zone où les divisions cellulaires sont très fréquentes. Vient enfin l'épiderme interne tapissant la cavité gallaire et constitué par de nombreuses cellules de taille analogue aux cellules néo-formées sous-jacentes. Dans la région moyenne de la paroi s'intercalent des cellules faiblement hypertrophiées et passent les vaisseaux du type rayé ou réticulé.

Le bord du limbe gallaire peut bourgeonner en lobes plus ou moins réguliers et montre des cellules épidermiques curieuses, à aspect papilleux et des cellules très hypertrophiées remplis parfois de tanin; leur cuticule elle-même est parcourue de sillons et de crêtes.

Dans les coupes qui s'éloignent des régions centrales on retrouve le parenchyme palissadique et principalement sa première assise, reconnaissable aisément par sa richesse en tanin. Ces cellules qui montrent la forme rectangulaire qui leur est propre sont généralement plus petites que les cellules palissadiques normales; tandis que les cellules sous-jacentes, correspondant à la deuxième assise palissadique, sont moins rectangulaires que normalement. On passe ensuite aux formes cellulaires normales.

En résumé on est en présence d'une galle ouverte dans laquelle s'observe un remaniement des parenchymes. Il y a, comme dans la cécidie précédente, hyperplasie dans une zone, hypertrophie dans l'autre. La zone à petites cellules, hyperplasiée, se situe comme toujours au voisinage du parasite, la région aux cellules hypertrophiées étant la plus éloignée.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau et la mitose.

Le noyau normal du limbe est du type aréticulé c'est-à-dire porteur de chromocentres. Il est de petite taille, de contour régulier, et renferme un nucléole à peu près central entouré de quelques granulations euchromocentriques. Le suc nucléaire est rosé.

Les noyaux appartenant en propre à la cécidie relèvent du même type aréticulé: la structure n'est donc pas modifiée; quant aux dimensions, elles restent dans l'ensemble celles des noyaux normaux; à peine peut-on dire que les noyaux des cellules nettement hypertrophiées de la région externe soient plus grands. Il n'y a donc que de faibles modifications portant sur le volume nucléaire. On notera cependant que dans les noyaux quiescents gallaires le suc nucléaire est plus coloré que dans les noyaux du limbe normal. Les poils ne montrent - pour ceux qui ont été observés - que des noyaux aux dimensions habituelles.

Les mitoses sont normales, ne présentent aucune modification dans leurs processus mécaniques et tous les stades sont représentés (PL.I Fig. I4 et I5). Pas davantage que dans les cécidies précédentes on ne peut observer de troubles caryocinétiques.

b) le chondriome.

Les épidermes gallaires comme les épidermes normaux montrent un chondriome formé de grains ou de bâtonnets très courts et assez épais.

Dans le mésophylle de la feuille normale, aussi bien dans le tissu palissadique que lacuneux, les cellules renferment quelques mitochondries et plus souvent des bâtonnets massifs, très courts, à côté de nombreux plastes à amidon. Leur observation est difficile car les chondriosomes proprement dits sont masqués par les plastes; de plus on peut facilement les confondre avec les chromocentres nucléaires qui sont à peine plus gros. Dans le mésophylle de la cécidie les grandes cellules, pauvres en cytoplasme, renferment un chondriome représenté par quelques grains et surtout par des bâtonnets à peine un peu plus allongés que ceux des cellules normales; les plastes y sont sensiblement de même taille que dans les cellules correspondantes du parenchyme lacuneux, quoique beaucoup moins nombreux proportionnellement à la grandeur de la cellule. Dans les petites cellules de la région interne le chondriome se montre semblable à celui des cellules hypertrophiées: bâtonnets et grains, accompagnés de plastes.

Le chondriome ne montre donc aucune modification intéressante par rapport au chondriome normal.

c) le cytoplasme.

Ce sont évidemment les cellules de petite taille, placées au voisinage du parasite, qui sont les plus riches en cytoplasme; dans les autres cellules le système vacuolaire devient nettement plus important.

5° LE PARASITE .

Les parasites, nombreux dans la cavité gallaire, sont à des stades plus ou moins avancés de leur développement. Ils montrent des agglomérats de petits noyaux accompagnés de gros noyaux plus rares. Ces derniers dont la structure est plus visible, sont de deux à trois fois plus volumineux.

6° APERCU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE .

La cécidie est la conséquence d'une inégalité de surface entre les deux côtés du limbe dans la région gallaire: la région aux cellules hypertrophiées développant une plus grande surface que la région hyperplasiée, il s'ensuit un repliement de la feuille: les cellules les plus grandes occupant la partie convexe, les petites cellules la partie concave.

APERCU GENERAL SUR LES ACAROCECIDIES.

Les trois cécidies d'Eryophyides que l'on vient d'étudier présentent entre elles des ressemblances profondes et les différences que l'on peut constater sont surtout des différences de forme.

Ces différences de forme semblent en rapport avec le lieu où siègent les cécidies. Si l'action cécidogène n'intéresse que la bordure du limbe, portion relativement libre de la feuille, il y a recourbement; si elle porte à même le limbe il se développe une cécidie en doigt de gant. Le choix de l'emplacement est dû à ce que l'on peut appeler l'atavisme, l'instinct du parasite qui fait que telle espèce touche le limbe en pleine surface tandis que telle autre s'attaque au bord du limbe .

Mais ces galles montrent surtout des ressemblances profondes. Ce sont tout d'abord des cécidies ouvertes car elles présentent en permanence un orifice qui met directement la chambre larvaire en contact avec le milieu extérieur; ces cécidies sont, en quelque sorte, ouvertes comme le sont normalement les cryptes pilifères par ex.

Au point de vue histologique on constate que dans tous les cas, l'action du parasite provoque la différenciation ou le

changements du sens de différenciation des parenchymes foliaires originaux. Cette action très générale se place au début de la cécidogénèse et entraîne une multiplication des cellules. Il y a donc remaniement des parenchymes par hyperplasie cellulaire au contact des parasites. La différenciation ultérieure de ces cellules entraîne l'existence de deux zones dans la paroi gallaire :

1° l'une externe, à cellules nettement hypertrophiées.

2° l'autre, interne, formée de petites cellules, riches en cytoplasme, où les mitoses sont fréquentes. L'épiderme de la cavité gallaire forme avec ces cellules ce qui a été appelé le tissu nourricier.

Il est intéressant de remarquer que les positions respectives des deux zones, vis à vis du parasite, restent les mêmes dans tous les cas: la zone hyperplasiée étant à son contact, la zone à grandes cellules plus éloignée. Et ceci quel que soit le parenchyme initial : par ex. dans la cécidie d'*Acer pseudo-platanus* c'est le parenchyme lacuneux qui donne la zone hyperplasiée, alors que dans celle de *Salix viminalis* c'est le parenchyme palissadique. Cette transformation est donc due uniquement à l'action du parasite.

Les modifications cytologiques, dans l'ensemble, sont de faible amplitude et remarquablement uniformes; celles apportées au noyau se bornent dans tous les cas, à une faible hypertrophie, plus intense cependant dans les poils que l'on peut considérer comme des cellules particulières. L'hypertrophie nucléaire est due à un simple gonflement du noyau, avec augmentation du suc nucléaire sauf dans les poils où l'on peut admettre une synthèse intranucléaire directe de chromatine. La mitose est partout normale.

Il nous reste à envisager les processus cécidogénétiques.

La dédifférenciation des tissus, la multiplication cellulaire, l'hypertrophie qui suivent et engendrent la cécidie paraissent devoir être imputés aux larves en voie de développement; en effet, d'après Kendall, si l'agent causal est enlevé la région parasitaire réagit mal et les tissus tendent à reprendre un développement normal; ce sont donc les parasites en voie de développement qui provoquent toutes ces modifications. Il faut donc supposer qu'ils agissent par l'intermédiaire d'une substance émise par eux et qui, diffusant dans le milieu, provoque ces divers phénomènes. Il paraît alors normal d'admettre:

- que pendant le développement des parasites la concentration de la substance s'affaiblit progressivement et que cet affaiblissement est surtout sensible à la fin.

- que la substance diffuse dans les cellules de la paroi, en diminuant de concentration de la cavité larvaire vers l'extérieur.

Or les modifications observées considérées à la fois

dans l'espace et le temps, en fonction de la position des parasites, se rencontrent pour toutes les acarocécidies étudiées dans l'ordre suivant : hyperplasie d'abord, hypertrophie ensuite. Il y a donc, au contact des parasites en cours de développement, multiplication cellulaire, plus loin ou plus tard augmentation du volume nucléaire et cellulaire.

Puisque l'hyperplasie cellulaire s'observe au voisinage du parasite, c'est-à-dire près de la source de substance, il paraît logique de croire que ce phénomène a lieu aux concentrations les plus élevées (ou dans une zone de concentrations élevées); à l'opposé, l'hypertrophie cellulaire et nucléaire, qui s'observent dans une région plus éloignée du parasite, auraient lieu à plus faible concentration (ou dans une zone de concentrations inférieures à la zone de concentrations hyperplasiantes).

Au début de la formation de la cécidie, dans l'ensemble des cellules de la paroi, s'étagent des concentrations décroissantes de l'intérieur vers l'extérieur mais qui se maintiennent suffisamment élevées pour être hyperplasiantes; ces concentrations seraient fortement hyperplasiantes au voisinage des parasites, plus faiblement au-delà. Par la suite la concentration diminue lentement à la source mais la substance diffusant toujours, cette concentration baisse davantage dans les cellules les plus externes - d'ailleurs plus éloignées maintenant du fait de l'hyperplasie qui a augmenté leur nombre - ; elle se maintient voisine de la concentration initiale dans la zone proche du lieu d'émission. De ce fait les cellules situées au voisinage du parasite restent soumises à une concentration hyperplasiantes tandis qu'au delà les cellules s'hypertrophient. A l'hyperplasie du début succède une hyperplasie limitée au voisinage des parasites et une hypertrophie dans les zones éloignées de ces derniers, hypertrophie d'autant plus forte que la concentration est plus faible (ou si l'on veut que les cellules sont plus éloignées du parasite).

Quand la cécidie vieillit les deux zones se retrouvent mais d'une manière moins nette. La zone hypertrophiée est beaucoup plus large et occupe presque toute l'épaisseur de la paroi alors que la zone de prolifération est réduite à une ou deux assises de cellules, elles-mêmes plus grandes que les cellules normales. Dans cette cécidie âgée les phénomènes hypertrophiants ont pris le pas sur les phénomènes d'hyperplasie. Or on peut penser - comme nous l'avons admis d'ailleurs - qu'à la fin du développement la substance est émise par les parasites à faible concentration et probablement en plus faible quantité; sa diffusion dans les cellules établit des concentrations encore plus faibles; aussi ses effets sont-ils hypertrophiants même sur les cellules de la première zone qui montrent alors une tendance à l'hypertrophie.

L'action hypertrophiante s'exerce aussi sur le noyau, en même temps que sur la cellule, mais beaucoup plus faiblement; par ailleurs la substance n'a pas d'action perturbatrice sur la mitose. Cependant au niveau des poils peut se produire une synthèse intranucléaire directe de chromatine qui implique soit

une action particulière de la substance soit une plus grande sensibilité du noyau de ces poils.

Cette action qui part des parasites et s'organise en se dirigeant vers l'extérieur nous amène à la notion d'un rayon d'action cécidogénétique (terme créé par Houard); celui-ci correspond à un gradient de concentrations d'une substance prenant son origine dans les parasites en voie de développement et qui traverse la paroi gallaire. Ce gradient permet d'expliquer la structure de la cécidie par des actions hyperplasiantes et hypertrophiantes ayant lieu dans le temps et dans l'espace. Ces processus s'appliquent à l'ensemble des trois galles d'Acarieus étudiées.

L'action cécidogénétique est donc fonction d'un gradient cécidogénétique de concentrations.

En résumé les phénomènes observés dans ces acarocécidies sont les suivants:

1° une morphologie qui en fait des cécidies ouvertes; leur seule différence résidant dans l'aspect externe.

2° une hyperplasie générale qui persiste seulement du côté du parasite.

3° une hypertrophie cellulaire qui atteint le maximum d'effet à l'opposé du parasite.

4° la présence d'un tissu nourricier formé de cellules banales, de petite taille et à cytoplasme dense.

5° une hypertrophie nucléaire qui accompagne l'hypertrophie des cellules; faible dans les cellules de la cécidie, elle est plus accentuée dans les poils. Dans le premier cas il s'agit d'augmentation du suc nucléaire, dans le second cas de synthèse intranucléaire directe de chromatine.

6° une absence de troubles mitotiques.

-:-:-:-:-

CHAPITRE III

ZOOCECIDIES D'INSECTES

Les Insectes, agents vecteurs de ces cécidies, appartiennent aux Hémiptères, aux Diptères et aux Hyménoptères. Nous grouperons les cécidies en fonction de leur cécidozaire; ce qui nous amènera à étudier en premier lieu les Hémiptéroécidies, puis les Diptéroécidies et enfin les Hyménoptéroécidies.

I^o PARTIE

HEMIPTEROCECIDIES

RESUME DES TRAVAUX ANTERIEURS EFFECTUES SUR LES HEMIPTEROCECIDIES

NON ETUDIEES.

En dehors des travaux de Lacaze-Duthiers (1853) et de Lichtenstein dont nous reparlerons ultérieurement, nous citerons en premier lieu la thèse de Courchet (1879) consacrée aux galles produites par les Aphidiens, sur le Térébinthe, le Peuplier et l'Orme. L'auteur s'intéresse aux insectes galligènes, auxquels il consacre la moitié de son travail; décrivant l'allure morphologique et anatomique de diverses galles, il signale au passage des cas d'hypertrophie cellulaire, mais ses observations cytologiques ne vont pas plus loin. Molliard dans sa thèse sur les cécidies florales (1895) signale, en dehors de modifications morphologiques, des hypertrophies cellulaires provoquées par des Aphides sur diverses pièces florales: " les fleurs attaquées de Cerastium, de Silène, et de Valerianella présentent une hypertrophie de leurs cellules pouvant amener celles des organes "

Fockeu décrit en 1897 diverses Hémiptéroécidies orientales en se bornant pratiquement à leur description morphologique. Un article important de Molliard paraît en 1899 consacré uniquement " aux caractères anatomiques de quelques Hémiptéroécidies foliaires " dans lequel dit-il, il se limite aux cécidies les moins accentuées: par ex. celle de Myzus ribis sur Ribes rubrum, Schizoneura ulmi sur Ulmus campestris, etc. Les caractères essentiels de ces hémiptéroécidies foliaires, résumés par Molliard, sont les suivants: développement des poils sur les deux faces des régions parasitées, disparition de la distinction du mésophylle en parenchyme

palissadique et lacuneux, hypertrophie des cellules et des noyaux (particulièrement remarquable dans le *Prunus Mahaleb* parasité par *Aphis Mahaleb*), division nucléaire non accompagnée de divisions cellulaires, d'où présence de cellules plurinucléées, diminution de la chromatine, atrophie des " leucites " chlorophylliens. L'auteur observe donc des modifications nucléaires corrélativement aux modifications cellulaires, sans cependant les situer par rapport au parasite. Houard étudie aussi dans sa thèse (1903) quelques Hémiptéroécidies dont il décrit surtout la structure anatomique; ses observations cytologiques sont sommaires et se bornent à l'indication d'une hyperplasie et hypertrophie cellulaire; il en est de même pour les acrocécidies d'Hémiptères qu'il étudie en 1904 .

L'ouvrage de Küster en 1911 s'intéresse à ces galles surtout au point de vue descriptif ou anatomique et, en dehors de l'hypertrophie ou de l'hyperplasie cellulaire, ne donne pas de renseignements cytologiques sur ces néoformations.

Cosens (1912) décrit aussi quelques Hémiptéroécidies. Il note leur ressemblance avec les galles de *Phytoptus* et la faible différenciation de leurs tissus.

Le travail de Melle Ionescu (qui étudie des déformations de *Digitalis purpurea* produites par des Aphidiens) ne donne aucun renseignement cytologique; celui de Melle M.L. Verrier sur la cécidie de *Livia juncorum* sur *Juncus conglomeratus* signale la présence, dans les fleurs attaquées et transformées en organes foliacés, de noyaux plus gros au niveau du mésophylle. Sa figure n'est pas démonstrative.

Ross note pour des galles de *Psyllides* de faibles transformations, mais n'ajoute aucune autre précision. Schnell en 1936 indique une hyperplasie et une hypertrophie cellulaire de l'organe attaqué dans la cécidie d'*Adelges abietis* sur l'*Epicea*; enfin Melle Verrier et Low étudiant (1936) des galles foliaires de divers *Pemphigus* (*cornicularius*, *utricularius*, *semilunarius*, *Derbesii*, *follicularius*) précisent que le parenchyme foliaire est devenu homogène et qu'il y a eu multiplication considérable des couches cellulaires; ils indiquent enfin que " les cellules de la galle sont très hypertrophiées par rapport à celles de la feuille normale " .

En résumé la plupart des auteurs indiquent une augmentation de volume de la cellule et du noyau, sans cependant en indiquer les rapports avec le parasite.

ETUDE DES HEMIPTEROCECIDIES .

Les cécidies dues aux Hémiptères seront partagées en trois groupes suivant la famille zoologique de l'insecte vecteur. On envisagera successivement les hémiptéroécidies créées par les *Psyllides*, les *Aphidides* et les *Coccides*.

A. - LES PSYLLIDES .

On n'étudiera dans ce groupe qu'une seule cécidie.

I. - HEMIPTEROCÉCIDIE du RHINOCOLA SPECIOSA Flor sur POPULUS NIGRA L.

1° RECHERCHES ANTERIEURES.

Cette cécidie ne paraît pas avoir fait l'objet de nombreux travaux; à part Réaumur qui la connaissait, citons Lichtenstein, Del Guercio et enfin Cotte qui la signale dans sa thèse. Ces travaux ne sont d'ailleurs pas cytologiques.

2° DESCRIPTION DE LA CÉCIDIE .

a) aspect morphologique.

Cette cécidie ramassée le long de l'Orge, aux environs de Saint-Michel-sur-Orge (S. et O.) est due au *Rhinocola speciosa* Flor. Celui-ci provoque sur la feuille de *Populus nigra* L., un enroulement du bord du limbe, dirigé vers le haut, de sorte que l'épiderme supérieur de la feuille constitue l'épiderme interne de la cécidie. Les dimensions de la partie centrale sont variables, et il semble que la spire d'enroulement tend à se relâcher ou à s'ouvrir dans les galles âgées. La teinte d'abord verdâtre passe plus tard au rougeâtre.

b) en coupe .

La coupe transversale montre l'enroulement du bord du limbe sur lui-même; dans l'espace ainsi délimité vivent, contre la paroi, les *Rhinocola*.

3° ETUDE ANATOMIQUE

a) de la feuille normale

Celle-ci (PL. II Fig. II) présente entre les épidermes supérieur et inférieur réguliers, pourvus chacun d'une cuticule, un tissu palissadique à deux rangées de cellules, et un tissu lacuneux très caractéristique. En dedans de l'épiderme inférieur, mais seulement de place en place, des cellules, allongées dans le même sens que les cellules épidermiques constituent une sorte d'hypoderme discontinu. On aperçoit, çà et là, des éléments conducteurs.

b) étude de la cécidie.

Dans la cécidie étudiée la structure est évidemment modifiée mais moins profondément qu'on pouvait le penser, car on peut encore distinguer dans une cécidie jeune (PL. II Fig. I) mais nettement enroulée, les deux types de parenchyme qui se partagent la feuille normale.

Au niveau de la cécidie les cellules palissadiques, qui

se multiplient parallèlement à leur plus grande dimension, s'allongent beaucoup; elles doublent ou triplent leur longueur tout en devenant un peu plus larges. Dans le parenchyme lacuneux les lacunes ont disparu et les cellules après s'être multipliées se sont hypertrophiées; les cellules hypodermiques constituent une assise plus ou moins régulière sous l'épiderme externe de la galle; enfin dans les deux épidermes les cellules, après multiplication, se sont aussi légèrement hypertrophiées.

Dans le limbe ainsi épaissi le parenchyme palissadique, du fait de l'allongement de ses cellules, en occupe la plus grande partie, mais sa surface n'a que faiblement augmenté; par contre les cellules isodiamétriques du parenchyme lacuneux se sont multipliées et en plus hypertrophiées. Par là-même la surface du limbe, côté parenchyme lacuneux de la cécidie, devient plus grande que l'autre et la feuille tend à s'enrouler vers le haut.

Dans une galle âgée (PL.II Fig. 2) plus largement ouverte, il est encore possible de distinguer un parenchyme d'origine palissadique et un autre d'origine lacuneux; mais on note une tendance à leur homogénéisation par suite d'une hypertrophie généralisée des cellules. Fait important les cellules du parenchyme palissadique se sont nettement hypertrophiées en largeur: elles sont devenues deux à trois fois plus larges, tandis que les cellules du parenchyme lacuneux, qui gardent leur forme antérieure et sont aussi plus volumineuses, voient leurs dimensions multipliées par le coefficient 1,5 ou 2 seulement. Les cellules épidermiques augmentent aussi de taille. Il s'ensuit un nouvel épaississement de la paroi, doublant cette fois sa hauteur, et une augmentation de surface du limbe gallaire côté parenchyme palissadique. Ce côté tend alors à égaler le côté opposé (c'est-à-dire le côté parenchyme lacuneux) provoquant ainsi le déroulement de la spire gallaire et par conséquent l'ouverture de la cécidie.

En résumé les modifications apportées par l'agent vecteur sont faibles; le remaniement des parenchyms est incomplet, l'hyperplasie limitée et l'hypertrophie ne fait sentir son plein effet que dans la cécidie âgée. L'hétérogénéité de la feuille est, en gros, conservée. Il n'y a pas de poils tecteurs.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

Les modifications cytologiques sont de peu d'importance et se traduisent par de faibles hypertrophies nucléaires, plus accentuées dans la cécidie âgée que dans la cécidie jeune. L'épiderme interne, cependant, renferme des noyaux plus petits ou analogues au noyau normal. Aucune modification profonde ne semble apportée au noyau, du type à prochromosomes, au suc nucléaire rose pâle sur lequel apparaît un nucléole arrondi. L'hypertrophie du noyau paraît due à une simple augmentation de volume du suc nucléaire; par ailleurs les mitoses sont normales.

Le chondriome n'a pas été étudié.

Le cytoplasme paraît plus abondant dans les cellules épidermiques qui tapissent la cavité gallaire, et correspondent au tissu nourricier.

On notera enfin la présence dans le mésophylle gallaire, çà et là, aussi bien dans une zone que dans l'autre, de cellules garnies de cytoplasme ou remplies de tanin.

5° LE PARASITE.

Les parasites, peu nombreux dans la loge gallaire, placés au voisinage de la paroi, prennent un grand développement et atteignent des dimensions importantes. Le Feulgen colore très nettement leurs noyaux qui sont, ici aussi, de deux grandeurs, les plus gros montrant des dimensions doubles des autres. De contour régulier, allongés ou arrondis, ils renferment tous de nombreux chromocentres, très chromatiques, en forme de gros grains ou de courts batonnets reliés entre eux par un réseau plus léger (PL.II Fig.3). Il a été vu des prophases.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE .

Nous avons déjà expliqué que l'inégalité de surface des deux côtés du limbe gallaire entraîne le repliement de la feuille, de même que l'hypertrophie généralisée de toutes les cellules permet de comprendre, pourquoi, dans la galle âgée, la feuille se déplie. Ces deux stades doivent correspondre à deux moments de la vie parasitaire. On retrouve, ici aussi, par rapport aux parasites et dans l'ordre déjà rencontré chez les Acariens, la zone d'hyperplasie cellulaire d'abord, la zone d'hypertrophie cellulaire ensuite. On peut donc penser à l'action d'une substance émise par les parasites dont les effets sont différents suivant la concentration. Les hypothèses émises pour les Acarocécidies s'appliquent dans leur ensemble à cette première Hémiptéroécidie. Il y aurait plus tard généralisation de l'effet hypertrophiant seul du fait que la substance hypothétique serait émise à faible concentration par les parasites arrivés à la fin de leur cycle de développement. Il y a alors tendance au déroulement de la cécidie.

En résumé cette cécidie encore ouverte ne montre que faibles modifications histologiques ou cytologiques.

B. - LES APHIDIDES

On étudiera dans cette famille un certain nombre de cécidies dues aux Hémiptères appartenant aux genres suivants: Pemphigus, Tetraneura, Cryptosiphum, et Myzus.

I. - HEMIPTEROECIDIE du PEMPHIGUS PIRIFORMIS Licht. sur POPULUS NIGRA L.

1° RECHERCHES ANTERIEURES.

Comme la précédente cette cécidie n'a fait l'objet que de travaux peu nombreux parmi lesquels il faut citer ceux de Lichtenstein et de Del Guercio.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique.

Cette cécidie, due au Pemphigus piriformis sur Populus nigra L. siège sur le pétiole qui, à son niveau, s'épaissit considérablement et prend un peu l'aspect d'une masse piriforme; au sommet de l'excroissance conique se situe l'ouverture qui fait communiquer la cavité gallaire avec l'extérieur. La cécidie est de surface brillante et sa couleur tire vers le brunâtre. Elle a été, comme les deux suivantes, récoltée au Centre agronomique de Versailles.

b) en coupe .

La coupe longitudinale, passant par l'ostiole de la cécidie (PL.II Fig. 5) montre une cavité gallaire, de forme triangulaire, dont un des côtés, fortement épaissi est constitué par le pétiole lui-même tandis que les deux autres côtés, moins épais, viennent se rejoindre autour de l'ouverture.

2° ETUDE ANATOMIQUE .

a) structure du pétiole normal.

Le pétiole normal montre, dans une coupe faite suivant sa longueur, un épiderme formé de cellules cutinisées de grandeur moyenne, recouvrant une écorce à cellules allongées dans le sens du pétiole, et, d'une façon générale, deux fois plus longues que larges, viennent ensuite les éléments conducteurs et au centre un parenchyme aux cellules séparées par des méats. On remarque enfin la présence de tanin mais pratiquement pas de poils.

b) étude de la cécidie.

La cécidie présente, en gros, la même structure que la région correspondante du pétiole normal. Toutefois des modifications, qui vont être décrites, sont apportées par le parasite:

1° Les cellules épidermiques qui enveloppent la totalité de la galle, en continuité avec l'épiderme du pétiole, se montrent souvent plus petites par suite de l'hyperplasie des cellules originelles. Les poils externes sont pratiquement inexistants sauf au sommet de l'excroissance conique où se situe l'ostiole. Ces poils, encore nombreux, plus courts que ceux décrits dans les Acarocécidies, arrondis ou pointus à leur extrémité, sont unicellulaires. L'augmentation du nombre des poils semble être un phénomène assez répandu dans les galles.

2° Dans la paroi de la cécidie qui continue le pétiole on constate une hyperplasie généralisée des assises cellulaires; celles-ci toujours disposées en files parallèles à la direction du pétiole, sont devenues plus nombreuses. Les cellules au voisinage de la cavité gallaire (épiderme et assises sous-jacentes) montrent de faibles dimensions (PL.II Fig. 7), sont étroites et étirées en longueur; au-delà et jusqu'à l'épiderme externe les cellules augmentent progressivement de taille. Du côté externe (PL.II Fig. 6) les files cellulaires sont formées de cellules nettement hypertrophiées et isodiamétriques, ayant même une tendance à s'allonger en direction de la cavité gallaire. En résumé on constate un effet hyperplasiant intéressant l'ensemble du pétiole et un effet hypertrophiant se faisant sentir à une certaine distance du parasite seulement.

Dans ces parenchymes s'observent ça et là, des lacunes.

3° Le long de l'excroissance conique fermant la cavité gallaire les files cellulaires s'agencent en prenant une direction parallèle à cette paroi, et sont, en gros, perpendiculaires à la direction du pétiole. La forme et la grandeur des cellules varie avec leur emplacement et, comme dans la région dorsale de la cécidie, sont fonction de la proximité ou de l'éloignement de la cavité gallaire. Autrement dit, en bordure de la cavité, c'est l'effet hyperplasiant qui domine en bordure de l'épiderme externe, c'est l'effet hypertrophiant.

4° Il est intéressant de noter que la cavité gallaire est tapissée par un épiderme aux nombreuses cellules d'allure papilleuse, plus irrégulières que celles de l'épiderme normal; quelques-unes d'entre elles sont allongées et boursoufflées ou même se sont recloisonnées pour constituer de courts poils tecteurs à tête arrondie. On a ainsi des poils uni et pluricellulaires.

En résumé il s'agit d'une galle ouverte, montrant avec un remaniement des parenchymes, des phénomènes d'hyperplasie et d'hypertrophie cellulaire, disposés, par rapport au parasite, dans l'ordre déjà rencontré pour les cécidies précédentes.

3° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau et la mitose.

Les noyaux de la cécidie, ne présentent aucune modification, tant au point de vue de la forme que de la structure, sur les noyaux normaux décrits dans l'Hemiptéroécidie précédente. Tout au plus peut-on signaler dans les cellules hypertrophiées une légère augmentation de volume, qui se répercute sur le nucléole.

Les figures de mitose sont toutes régulières (PL.II Fig. 8 A et 8N): les diverses phases sont représentées aussi bien dans les régions placées au voisinage immédiat de la cavité gallaire que dans les autres parties; aucune déviation du mécanisme mitotique n'a pu être décelée.

Les noyaux des poils sont sensiblement du même ordre

de grandeur que les noyaux normaux; néanmoins ils sont plus gros et avec un nucléole plus volumineux, pour la cavité gallaire, dans les poils unicellulaires que dans les poils pluricellulaires; quant aux poils unicellulaires de l'épiderme externe de la cécidie, signalés au voisinage de l'ouverture, leur noyau est de l'ordre de grandeur de ceux des poils pluricellulaires de la cavité gallaire.

b) le chondriome et le cytoplasme.

Le chondriome de la cécidie, lorsqu'on envisage l'ensemble des cellules qui la composent, est surtout formé de mitochondries; les batonnets y sont bien moins nombreux. Font exception les cellules épidermiques, riches en cytoplasme, qui bordent la cavité gallaire et tout spécialement les cellules papilleuses ou les poils: le chondriome montre ici une plus grande abondance d'éléments filamenteux, assez longs, droits ou incurvés.

La plupart des cellules au voisinage de la cavité gallaire sont dépourvues de plastes visibles; par contre dans la région périphérique les cellules en sont normalement garnies; ils sont d'autant plus nombreux qu'on s'éloigne de la loge du parasite; dans ces cellules le cytoplasme est pariétal.

A noter la présence, en dessous de l'épiderme externe, d'une ou deux assises particulièrement riches en tanin; on retrouve d'ailleurs, de ci, de là, des cellules tannifères, isolées ou en files, dans le parenchyme général de la cécidie.

En résumé le chondriome ne montre comme particularité que la présence de batonnets plus nombreux dans les poils internes de la galle, liée probablement au voisinage immédiat du parasite; quant au cytoplasme il ne paraît pas très abondant sauf, comme toujours, dans les assises avoisinant la cavité gallaire qui en renferment davantage et constituent le tissu nourricier.

4° LE PARASITE.

Le parasite présente des noyaux intéressants qu'on ne fera qu'indiquer.

On signalera :

1° de petits noyaux, garnis de quelques bandes plus ou moins épaisses de chromatine et pourvus d'un nucléole proportionnellement de grande taille. (PL.II Fig. 9 c).

2° des noyaux bien plus gros, deux à trois fois les premiers, chez lesquels la chromatine se présente sous forme de grains ou de travées très épaisses et irrégulières; ils possèdent un gros nucléole. (PL.II Fig. 9 b).

3° enfin des noyaux encore plus volumineux mais relativement pauvres en chromatine, du type semi-réticulé et dans lesquels les

filaments chromatiques plus ou moins longs et sinueux, sont épaissis irrégulièrement par places. Le nucléole est très agrandi (PL. II Fig. 9 a). Ces noyaux, qui occupent des tissus différents, n'ont pas été suivis dans leur évolution.

Enfin il y a des figures de mitose, d'allure normale.

5° FORMATION DE LA CECIDIE .

La présence du parasite provoque essentiellement une multiplication cellulaire suivie d'une hypertrophie des cellules éloignées de l'agent vecteur. Il s'ensuit un épaississement du pétiole et un soulèvement des tissus autour de l'insecte. Ce dernier, en quelque sorte, se recouvre, s'enferme dans les tissus gallaires néoformés.

L'hyperplasie et l'hypertrophie signalée peuvent s'expliquer encore par l'action d'une substance hypothétique, émise par les parasites au cours de leur développement et qui agit suivant un gradient de concentrations. Elle n'aurait aucun pouvoir mitoclasique mais au contraire, suivant les concentrations, un effet mitoclasique ou hypertrophiant.

II.- HEMIPTEROCECIDIE du PEMPHIGUS SPIROTHECAE Pass. sur POPULUS NIGRA L.

1° RECHERCHES ANTERIEURES.

La cécidie du *Pemphigus spirothecae*, sur le pétiole de Peuplier a depuis fort longtemps attiré l'attention des naturalistes Malpighi, Réaumur la décrivent et Lacaze-Duthiers en fait une étude plus complète dans sa publication de 1853 sur les galles. Pour cet auteur le pétiole s'enroule sur lui-même engendrant des spires qui délimitent une cavité gallaire qui se fermera d'autant mieux que sa paroi est le siège de phénomènes d'hyperplasie et d'hypertrophie cellulaire; il en décrit ensuite la structure anatomique.

Courchet (1879) s'y intéresse également et la décrit comme une tubérosité du pétiole qui peut atteindre la grosseur d'une petite noix. " Au-dessus et au-dessous de cette tumeur rien ne trahit une végétation anormale; le limbe demeure vert et vivant comme celui des feuilles saines. Si on observe de plus près cette production on y remarque une fente qui décrit autour d'elle une spire à un ou deux tours, et dont les bords s'écartent avec facilité dès qu'on vient à tirer sur les deux extrémités du pétiole, laissant voir l'intérieur de la galle. On s'aperçoit alors que cette formation curieuse est creusée d'une cavité dans laquelle s'agit une multitude d'Aphidiens de forme, de couleur et de grosseur différentes, au milieu d'un nombre considérable de gouttelettes d'un liquide légèrement opalin, et des dépouilles blanchâtres laissées par les insectes après leurs mues. Si l'on vient à lâcher l'un des bouts du pétiole les diverses parties de la galle reviennent sur elles-mêmes avec élasticité, et la

fente se trouve close de nouveau. Il est aisé de voir à ce premier examen, que la galle n'est formée que par le pétiole enroulé une, deux, ou même plusieurs fois sur lui-même en une spirale dont les bords se sont ensuite accolés de façon à circonscrire une cavité interne, et que cette torsion s'est accompagnée d'un accroissement des tissus surtout dans le sens de la largeur ". Il en décrit ensuite le développement : à partir du moment où le nombre des insectes fondateurs s'est considérablement accru on peut voir " sur les bourgeons à peine éclos, de très jeunes feuilles se recourber sur leur pétiole, contre lequel s'était appliqué l'insecte. Trois jours après, beaucoup de ces pétioles s'étaient contournés de façon à décrire une boucle, et le limbe, après avoir accompli un tour complet, avait repris sa position normale. L'insecte reste enveloppé dans l'intérieur de cette boucle, et dès lors l'hypertrophie du pétiole en ce point augmente avec rapidité, surtout dans le sens de la largeur; ses bords droit et gauche s'incurvent légèrement vers le centre de la spire, dont chaque tour s'applique étroitement contre le tour précédent, et la cavité interne est ainsi constituée par un procédé que l'on ne retrouve probablement dans aucune autre formation de ce genre ". Quant à la structure anatomique il renvoie à la description de Lacaze-Duthiers. Enfin la déhiscence de la galle " s'effectue par un simple écartement des tours de la spire, qui ne contractent jamais de soudure entre eux ".

Les observations de Küster (1911) sont analogues à celles de Courchet; il en fait une galle par enveloppement (umwallungsgallen) et par suite de l'absence de tissus mécaniques la classe comme galle prosoplasmatique (ou galle parenchymateuse). Il note que les premières feuilles de Peuplier qui tombent sont celles qui portent les galles. Tout récemment Ross (1932) en reprend l'étude et en explique la genèse comme l'avait fait Lacaze-Duthiers. Il qualifie la structure anatomique de la galle de simple et admet que l'élargissement constaté du pétiole est dû à l'accroissement des assises cellulaires externes. L'épiderme de la cavité gallaire porte de nombreux poils courts, unicellulaires, papilleux au milieu desquels se voient des poils pluricellulaires et pointus, analogues à ceux que portent les parties normales du pétiole et la surface externe de la galle. Plus tard en automne les tissus gallaires se rident et les spires se séparent.

Aucun de ces travaux n'envisage le point de vue cytologique.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE.

Cette cécidie, de forme extrêmement curieuse, recueillie comme la précédente, au Centre Agronomique de Versailles sur *Populus nigra* L., résulte d'un élargissement considérable du pétiole compliqué d'un enroulement de celui-ci sur lui-même. Il se constitue de cette façon, dans l'axe de la déformation une cavité pratiquement close qui servira de logement aux Aphidides, ici des *Pemphigus spirothecae* Pass. Presque toujours on n'observe qu'une seule inflexion du pétiole: la cécidie est donc formée d'une seule

spire pétiolaire; mais celle-ci largement développée de part et d'autre d'un sillon médian qui continue celui du pétiole et la partage en son milieu paraît de ce fait, dédoublée. Il s'ensuit que la cécidie semble formée par la superposition de plusieurs spires, chacune plus large que le pétiole normal. L'existence de plusieurs spires enroulées les unes sur les autres n'est donc qu'une apparence (PL.II Fig.4 a b c d e).

Cette cécidie, de couleur brunâtre, à surface lisse et brillante, mesure en moyenne de 7 à 10 mm de long sur 3 à 5 mm de large.

3° ETUDE DE LA CECIDIE .

Au point de vue anatomique et cytologique elle rappelle par presque tous ses caractères la cécidie précédente. Les files cellulaires sont plus nombreuses dans la spire que dans le pétiole normal; il y a donc un effet hyperplasiant général, et celui-ci est accompagné d'un effet hypertrophiant d'autant plus marqué qu'il s'applique à des cellules plus éloignées du parasite.

Les noyaux gallaires possèdent une structure semblable aux noyaux normaux leurs dimensions sont identiques sauf dans les grandes cellules externes où ils montrent une légère hypertrophie. Nous n'avons pas remarqué d'anomalies mitotiques; toutes les phases de la mitose sont représentées et l'on peut observer le fuseau; le mécanisme de la division est donc inchangé.

Le chondriome gallaire est formé de mitochondries plus nombreuses dans les cellules épidermiques de la cavité gallaire et les cellules sous-jacentes que dans le reste de la paroi où par contre on observe de nombreux amyloplastés (avec plusieurs grains d'amidon) . Les poils développés en bordure de la cavité parasitaire montrent aussi des granulations mitochondriales. Ce chondriome ne présente aucune modification par rapport au chondriome normal.

Le cytoplasme est, comme dans l'exemple précédent, plus dense dans les cellules qui bordent la chambre du parasite et qui constituent le tissu nourricier.

En résumé cette cécidie est encore une galle ouverte dans laquelle s'observent les aspects habituels d'hyperplasie et d'hypertrophie cellulaire. L'action du parasite sur le noyau est toujours limitée à une augmentation de son volume . Les hypothèses émises pour les autres cécidies peuvent s'appliquer encore à celle-ci.

4° LE PARASITE .

Le parasite montre, à côté de nombreux noyaux de taille bien inférieure, des noyaux gigantesques, analogues à ceux signalés précédemment; ces divers types nucléaires appartiennent aussi à des tissus différents.

5° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE .

L'inflexion du pétiole qui précède, comme il a été indiqué plus haut, la formation de la cécidie, est déterminée par l'emplacement de la fondatrice. Il semble, si l'on admet l'existence d'un gradient de concentrations, que la substance émise par les larves à partir du point particulier où s'est fixée la fondatrice, soit au début excito-mitotique, hyperplasiante, et pénètre partout pour exercer son action; plus tard, comme nous l'avons vu pour d'autres cécidies, cette substance devient hypertrophiante pour les cellules les plus éloignées tandis que les cellules situées du côté interne restent de petite taille. Il s'ensuit une courbure car la surface externe de la galle est augmentée par rapport à celle de la cavité interne; du fait de l'allongement continu du pétiole les deux branches de la courbure se superposent de manière à former la spire dont les bords en s'accolant constituent la cécidie.

A la fin du développement comme seule demeure l'action hypertrophiante de la substance agissante, on constate un relâchement des spires qui permet, comme le dit Courchet, la sortie des insectes.

III. - HEMIPTEROCECIDIE du PEMPHIGUS MARSUPIALIS Courchet sur POPULUS NIGRA L.

1° RECHERCHES ANTERIEURES .

Courchet la décrit ainsi : " C'est une sorte de follicule oblong dans le sens de la nervure médiane, comprimé latéralement, fortement saillant à la face supérieure du limbe, et s'ouvrant en dessous par une fente longitudinale . Les deux lèvres, épaissies en bourralet, qui en opèrent la clôture sont fortement appliquées l'une contre l'autre, mais sans contracter de soudure; elles peuvent être écartées si l'on vient à tirer sur les deux moitiés droite et gauche du limbe, pour se rejoindre ensuite avec élasticité quand on cesse de les maintenir séparées " . L'insecte vecteur est désigné sous le nom de Pachypappa marsupialis . L'auteur ne s'intéresse pas à la cytologie de la galle . Küster (1911) ne donne pas davantage de renseignements que Courchet. Ross en fait une description assez détaillée mais qui reste surtout dans le domaine de l'anatomie. Il indique notamment un épaississement du limbe gallaire, égal à 3 à 4 fois l'épaisseur de la feuille normale et dû à des divisions cellulaires répétées. Il n'y a pas d'autres indications cytologiques.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique :

La troisième cécidie provoquée par un Pemphigus sur le Peuplier est due au Pemphigus marsupialis Courchet . Cette cécidie qui provient comme les deux précédentes du Centre Agronomique de Versailles, siège sur le limbe de la feuille à proximité immédiate de la nervure médiane. Faisant saillie à la face supérieure, elle se

développe en une sorte de gouttière presque refermée sur elle-même, parallèle à la nervure médiane, et ouverte par une longue fente vers la face inférieure. De couleur brunâtre elle présente un aspect irrégulier, une surface lisse et atteint 10 à 20 mm suivant sa plus grande dimension, sur 5 mm dans sa plus petite dimension.

b) en coupe.

Dans les premières coupes transversales elle se présente comme un simple repli très ouvert, qui dans les coupes suivantes prend une allure de demi-cercle et finit par se refermer presque complètement sur lui-même (PL.II Fig. 10). On est alors à mi-longueur de la cécidie; dans la cavité ainsi délimitée et presque fermée se développent les Aphidides. C'est un processus inverse qui, évidemment, se produit dans la seconde moitié de la cécidie.

3° ETUDE ANATOMIQUE.

a) la feuille normale :

Elle a été déjà décrite dans la cécidie de *Rhinocola speciosa* .(PL.II Fig.II)

b) étude de la cécidie .

La cécidie décrite intéresse la partie du limbe en contact avec la nervure médiane qui est rejetée sur le côté de la déformation.

La région gallaire (PL.II Fig. 12) se caractérise par un épaissement marqué du limbe attaqué. Cet effet est principalement dû aux cellules du parenchyme palissadique qui s'hypertrophient fortement, et sont à la fois plus hautes et plus larges: en moyenne elles doublent leurs dimensions. En même temps le nombre de ces assises augmente également puisqu'on en compte quatre en moyenne, soit le double du nombre normal; l'épiderme qui recouvre le parenchyme palissadique (épiderme externe de la cécidie) est lui-même fortement hypertrophié.

Le parenchyme lacuneux s'est aussi hyperplasié mais ses cellules ne sont que faiblement hypertrophiées, à l'exception cependant de celles placées à la limite du parenchyme palissadique qui se sont davantage agrandies. L'effet hyperplasiant est encore plus net dans l'épiderme de la cavité gallaire dont les cellules sont maintenant plus petites et beaucoup plus nombreuses que celles de l'épiderme normal correspondant.

On indiquera enfin la présence de poils tecteurs, peu nombreux, toujours unicellulaires, aux extrémités de la cécidie.

La combinaison sur un même espace localisé de la feuille de ces deux actions : 1° hyperplasie générale et hypertrophie marquée pour le parenchyme palissadique (avec maximum d'effet dans la région équatoriale de la cécidie) - 2° hyperplasie pratiquement

seule pour le parenchyme lacuneux, aboutit par suite d'une inégalité d'accroissement sur les deux faces, au soulèvement en gouttière de la cécidie. Cette différence, comme on peut l'observer, pourra même s'accroître par la suite, quand les cellules palissadiques s'agrandiront encore, tendant vers l'isodiamétrie.

En résumé on retrouve dans cette cécidie et d'une manière très nette, l'existence de deux zones; l'une, éloignée du parasite, à cellules hypertrophiées; l'autre, voisine du parasite, à cellules de petite taille, quoiqu'ayant subi aussi une action hypertrophiante mais beaucoup plus faible. Les modifications anatomiques sont peu profondes et, surtout, il ne se produit aucun remaniement des types cellulaires du mésophylle; il y a simplement multiplication des cellules et accroissement variable de leurs dimensions.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

Le noyau normal, du type euchromocentrique, a été déjà décrit. (PL.II Fig. I4 a).

Les noyaux de la zone gallaire vont présenter avec le noyau normal soit la même égalité de taille, soit une augmentation de volume. C'est ainsi que dans les cellules de l'épiderme interne de la galle et dans celles provenant du remaniement du parenchyme lacuneux, (PL.II Fig. I4 b) riches en cytoplasme, les noyaux sont du même ordre de grandeur; ces cellules et en particulier celles de l'épiderme de la cavité gallaire forment le tissu nourricier. Par contre les noyaux s'hypertrophient dans les cellules épidermiques externes, dans les poils et dans les cellules palissadiques néo-formées, pauvres d'ailleurs en cytoplasme: là ils peuvent atteindre deux fois les dimensions du noyau normal (PL.II Fig. I4 c). A la limite des deux parenchymes les noyaux sont de taille intermédiaire.

La structure même du noyau ne montre pas de modifications sensibles, et si l'on s'en réfère tout particulièrement aux chromocentres en relation avec le nucléole, on s'aperçoit qu'ils sont aussi nombreux dans les noyaux normaux que dans les noyaux gallaires; il y en a toujours trois ou quatre et leur taille paraît inchangée; les nucléoles sont plus volumineux et en général uniques; il a été vu cependant des noyaux avec deux nucléoles égaux entre eux ou différents.

Des figures de mitose ont été observées dans toutes les régions de la cécidie (PL.II Fig. I3) et en particulier à ses extrémités. Tous les stades sont représentés et se déroulent suivant les processus habituels. Ainsi donc les divisions sont banales et aucune perturbation n'est apportée au mécanisme mitotique; dans les grandes cellules les noyaux télophasiques y sont aplatis comme il est normal l'hypertrophie n'intervient que par la suite.

Le chondriome n'a pas été étudié.

En résumé on n'observe pas d'anomalies dans la mitose

mais une simple hypertrophie qui semble être due à une augmentation du suc nucléaire .

5° LE PARASITE ET LA FORMATION DE LA CECIDIE.

Ici encore le parasite possède des noyaux intéressants.

Comme il a été dit plus haut la formation de la cécidie s'explique par des différences de croissance entre les deux faces de la même région attaquée de la feuille . On peut encore une fois admettre l'hypothèse d'un stimulus provenant des insectes cécidogènes en voie de développement et qui, à des concentrations différentes, produirait les deux types d'effets: hyperplasiant et hypertrophiant ; ce dernier irait en s'accroissant vers la fin des processus. Ces effets seraient donc fonction d'un gradient de concentrations dont on retrouve, ici, aussi, la notion.

IV.- HEMIPTEROCECIDIE du TETRANEURA ULMI de Geer sur ULMUS CAMPESTRIS L.

1° RECHERCHES ANTERIEURES .

Courchet décrit la morphologie de cette galle et sa structure anatomique . Küster (1911) signale la variabilité de forme de ces galles et l'absence totale ou presque de chloroplastes dans les cellules gallaires. Ross (1932) les décrit plus longuement; leur paroi est égale à 3 - 4 fois l'épaisseur de la feuille normale et l'épiderme externe, pourvu de stomates peut renfermer de l'anthocyane; les cellules sous-jacentes sont d'abord étirées dans un sens perpendiculaire à la paroi, puis disposées dans toutes les directions ; l'épiderme interne (c'est-à-dire l'épiderme de la cavité gallaire) possède un nombre de stomates peu élevé. Il n'est pas question de cytologie.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique.

Particulièrement visibles sur l'arbre quand elles sont arrivées à maturité, ces galles, ramassées dans la région de St Chéron-Breuillet (S. et O.) sont dues au *Tetraneura ulmi*; elles se développent sur les feuilles de l'Orme (*Ulmus campestris* Ulmacees) à leur face supérieure, soit isolément, soit en groupes. En forme d'outre à surface lisse et régulière à leur début, elles se rattachent à la feuille par une sorte de pédicule plus étroit au voisinage duquel le limbe s'épaissit . Par la suite la cécidie s'élargit et tend à devenir globuleuse, tandis que sa surface se bossèle. Ces galles, de 10 à 15 mm de haut, sont de couleur verdâtre, avec parfois des zones brunâtres inégalement développées.

b) en coupe.

La coupe longitudinale (PL.II Fig. 15) montre une

vaste cavité gallaire répétant la forme extérieure de la cécidie et limitée par une paroi relativement mince mais nettement plus épaisse que le limbe normal. Le pédicule de la cécidie est creusé d'un canal qui vient s'ouvrir à la face inférieure de la feuille; ce canal est obstrué par de longs poils, en nombre assez élevé.

La coupe transversale montre qu'autour de la vaste cavité où logent les insectes, la paroi d'épaisseur irrégulière dessine une ellipse ou une circonférence plus ou moins parfaite; sa structure est différente suivant le niveau où passe la coupe.

3° ETUDE ANATOMIQUE .

a) de la feuille normale .

La coupe de la feuille normale montre, entre deux épidermes aux cellules semblables et d'assez grande taille, un parenchyme palissadique formé en général de trois assises de cellules, assez étroites et allongées, et un parenchyme lacuneux aux cellules le plus souvent arrondies, séparées çà et là par des lacunes. Le parenchyme palissadique est plus développé en hauteur que le parenchyme lacuneux. On remarque enfin, surtout du côté supérieur du limbe, la présence de cellules épidermiques remplies de mucilage et, de place en place, celle de poils tecteurs longs et pointus.

b) de la cécidie .

On étudiera en coupe transversale deux niveaux de la cécidie, le premier situé dans la région du pédicule, le second dans la région moyenne de la cavité parasitaire.

Au niveau du pédicule l'épiderme externe est formé de cellules régulièrement disposées qui, parfois plus grandes que les cellules correspondantes de l'épiderme supérieur de la feuille, sont faiblement rectangulaires et recouvertes d'une mince cuticule; cet épiderme renferme du tanin. L'épiderme interne, dépourvu de tanin, est constitué de cellules plus petites que celles de l'épiderme externe et de l'épiderme inférieur correspondant de la feuille; ces cellules peuvent s'allonger en poils unicellulaires, de dimensions et d'épaisseur analogues aux poils normaux et qui, très nombreux, forment un feutrage obstruant l'ouverture. Le parenchyme intermédiaire ne montre que des cellules arrondies, toutes du même type, séparées par des méats ou des lacunes: il est donc homogène; certaines de ces cellules sont remplies de granulations de tanin.

Dans la région moyenne de la cavité gallaire (PL.II Fig. 16) la structure anatomique de la paroi montre d'importants changements. Tout d'abord les cellules épidermiques externes s'étirent et deviennent fortement rectangulaires; ensuite l'épiderme interne, qui reste identique tant pour la forme et les dimensions des cellules que pour leur pauvreté en tanin, ne porte plus à ce niveau de poils tecteurs; enfin le parenchyme perd son homogénéité. On peut alors y distinguer deux zones :

+ la plus externe, qui peut atteindre en largeur le double de l'autre, est constituée de cellules aux contours arrondis, avec ou sans méats, de dimensions équivalentes ou supérieures aux cellules parenchymateuses du niveau inférieur.

+ la zone la plus interne, qui peut égaler la zone externe, est construite de cellules de petite taille, tantôt allongées, tantôt égales sur toutes leurs faces, et disposées avec une certaine régularité. Cette zone, qui est essentiellement la zone de multiplication, quoique bien développée, tapisse la cavité gallaire d'une manière discontinue; elle est plus marquée au sommet de la cécidie.

Les deux zones, entre lesquelles passent les éléments conducteurs, renferment des cellules à tanin, mais d'une manière inégale, la plus externe en possédant davantage que l'autre.

Des variations se présentent suivant les cécidies étudiées, mais la structure générale reste la même : parenchyme homogène dans le pédicule, parenchyme à deux zones dans la paroi de la cavité gallaire proprement dite.

En résumé il y a eu à la hauteur du pédicule de la cécidie, aux dépens du parenchyme palissadique et lacuneux, hyperplasie limitée et hypertrophie généralisée entraînant leur homogénéisation ; on passe par ailleurs graduellement des deux parenchyms foliaires au parenchyme homogène du goulot. C'est au sommet de celui-ci que se dessine une structure intermédiaire: les cellules de la future zone de multiplication sont déjà plus aplaties que les autres, plus externes, et enfin on arrive au niveau moyen de la paroi où l'effet hyperplasiant atteint son maximum : alors se crée, à peu près uniquement à partir du parenchyme lacuneux puisqu'en deçà des éléments conducteurs, la zone de multiplication qui borde la cavité gallaire. En définitive l'on retrouve les deux aspects habituels : hyperplasie qui atteint son maximum au voisinage du parasite, hypertrophie à une certaine distance de celui-ci.

On retrouve ici encore la même dualité d'effets que l'on suppose produite par cette substance hypothétique qui agirait, à partir des parasites, sur la cécidie en voie de formation : l'action larvaire serait, suivant les concentrations, hyperplasiant ou hypertrophiant.

Ces phénomènes sont analogues à ceux déjà observés dans les cécidies précédentes.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau et la mitose.

Les noyaux quiescents gallaires (PL.II Fig. 18 a et b), de forme régulière, semblables aux noyaux normaux, (PL.II Fig.17 sont du type semi-réticulé, encore assez riches en chromatine. Ils montrent dans un suc nucléaire clair des filaments irrégulièrement

épaissis ou des granulations chromatiques reliées par des tractus plus fins et moins colorés, constituant ainsi un léger réseau. Près du nucléole, assez volumineux et entourés d'une auréole périnucléolaire, peuvent s'observer un ou deux chromocentres granuleux.

Les dimensions de ces noyaux sont, à peu de chose près, les mêmes dans toutes les cellules; tout au plus peut-on signaler des noyaux légèrement plus gros dans les grandes cellules de la zone externe (PL.II Fig. 19 a et b), leur structure restant inchangée. Par contre une action hypertrophiante plus nette s'est exercée sur les noyaux des poils qui obstruent l'entrée de la cavité parasitaire : de forme arrondie ou elliptique ce sont les plus volumineux de la cécidie . Ils ne possèdent, malgré tout, comme les noyaux normaux qu'un seul nucléole mais leur structure est plus lâche et les plages chromatiques réduites à des tractus plus fins; l'ensemble est plus léger, plus clair. Ces cas d'hypertrophie sont dus probablement à une augmentation de volume du suc nucléaire .

Les figures de mitose sont nombreuses dans la zone interne de la paroi où elles se détachent nettement sur le cytoplasme abondant coloré en vert par le vert lumière . On y observe (PL.II Fig. 20 à 23) sans différence avec les figures caryocinétiques normales, tous les stades, depuis la prophase jusqu'à la télophase. Dans les grandes cellules extérieures à la zone de multiplication, l'activité mitotique y est moindre mais tous les stades de la division ont été retrouvés. On observe également autour des faisceaux libéro-ligneux quelques cellules en division : là aussi les figures sont normales. En résumé il n'y a pas d'action mitoclasique exercée par le parasite mais seulement, à son contact, une action excito-mitotique et au-delà, une faible action hypertrophiante sur les noyaux quiescents.

b) le chondriome et le cytoplasme .

Le chondriome de la feuille, dans une région non atteinte, se compose essentiellement, et parfois seulement, de mitochondries; les formes en batonnets sont bien moins nombreuses . Dans les cellules du mésophylle s'ajoutent de nombreux plastes.

Dans la cécidie se retrouvent les mêmes aspects : les mitochondries plus nombreuses que les chondriocontes, sont souvent rangées en chapelets de 2 à 6 grains et quelquefois groupées en plages comprenant de 5 à 10 éléments environ; même les poils de la cavité gallaire possèdent un chondriome analogue . Les plastes sont également nombreux dans les grandes cellules parenchymateuses de la cécidie et sont absents-ou du moins ne sont pas visibles - dans les cellules de la zone de multiplication . Le chondriome n'a donc subi aucune modification importante .

Quant au cytoplasme il est, comme toujours, dense dans les petites cellules voisines du parasite qui constituent le tissu nourricier, peu abondant et creusé de vacuoles de grande taille dans les cellules hypertrophiées plus éloignées.

5° APERCU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE ET LE PARASITE .

La présence dans la cécidie du *Tetraneura ulmi* de deux parties dissemblables : le pédicule et la région qui le surmonte paraît impliquer plusieurs actions successives, et que l'on pourrait expliquer ainsi . On a toujours supposé qu'au début de la formation de la galle la substance agissante était hyperplasiante : il se forme donc d'abord une plage de cellules qui comme le dit Kessler : " produit un enfoncement au sommet duquel se trouve toujours l'insecte fondateur ". Cette excroissance se développe par hyperplasie, mais la base de celle-ci s'éloigne en même temps des fondatrices. Il s'ensuit que la substance agissante arrive à faible concentration aux cellules de la base et agit sur elles par hypertrophie . Les cellules sont alors également hypertrophiées; la face externe et la face interne étant identiques la base de la cécidie forme une sorte de doigt de gant; parmi les cellules épidermiques quelques-unes s'allongent en poils . Interviendrait par la suite dans la zone supérieure où se localisent les parasites les deux manifestations habituelles de l'action cécidogène créant l'hétérogénéité de la paroi; la face externe devenant plus grande que la face interne il se produit un bombement créant la partie globuleuse de la cécidie .

Le parasite n'a pu être étudié : ces cécidies, fixées après ouverture, en étaient totalement dépourvues.

V.- HEMIPTEROCECIDIE du CRYPTOSIPHUM ARTEMISIAE Pass. sur ARTEMISIA VULGARIS L.

Cette hémiptéroécidie, recueillie dans la région de St Yon, sur la route de St Sulpice de Favières (S. et O.) est provoquée par *Cryptosiphum artemisiae* Pass sur l'Armoise vulgaire (*Artemisia vulgaris* L. Composées) .

I° RECHERCHES ANTERIEURES .

Cette cécidie n'a pas donné lieu à de nombreux travaux. Molliard y fait allusion dans son article sur les Hémiptéroécidies foliaires dont le résumé donné dans l'historique de ce groupe s'applique aussi à cette galle .

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique .

Cette cécidie se présente tout d'abord comme un simple enroulement, vers le bas, de la bordure de la feuille, mais en réalité la portion du limbe replié est elle-même boursouflée, mamelonnée, crispée . Comme plusieurs lobes foliaires subissent, côte à côte, le même effet, le sommet du pied attaqué apparaît touffu, enchevêtré et l'allure générale de la plante est modifiée; enfin au niveau de la cécidie la feuille vire au rouge sombre, lie de vin.

b) en coupe.

La coupe transversale de la cécidie montre l'enroulement vers le bas de la région en bordure du limbe, enroulement compliqué par les déformations qui s'y ajoutent. C'est ainsi que dans la figure I de la planche III la région intéressée se dresse d'abord à peu près perpendiculairement au limbe puis s'incline vers le bas formant un angle aigu avec la portion verticale; vient ensuite un nouveau changement de direction qui correspond au mouvement général d'enroulement vers le bas et enfin l'extrémité de la feuille se replie plus ou moins sur elle-même. Il s'ensuit qu'on peut distinguer dans ce tracé des parties droites et des courbes; on verra que leur structure anatomique est différente. Dans le creux de l'enroulement vivent les parasites. C'est encore une galle ouverte.

3° ETUDE ANATOMIQUE.

a) structure de la feuille normale.

La structure de la feuille normale est la suivante (PL.III Fig. 2) : un parenchyme palissadique composé, en général, d'une seule couche de cellules allongées, recouvert d'un épiderme aux cellules assez grandes et faiblement cutinisées; un parenchyme lacuneux formé de cellules aux contours arrondis, riches comme les cellules palissadiques en chloroplastes, laissant entre elles des lacunes; enfin l'épiderme inférieur dont les cellules sont sensiblement de même taille que celles de l'épiderme opposé.

b) de la cécidie.

La structure de la feuille normale va être modifiée dans la cécidie de diverses façons. On peut dans celle-ci distinguer d'abord des " courbes " puis entre ces dernières, des portions à peu près rectilignes que l'on pourra appeler les " régions droites " .

A) les " courbes " .

Les régions courbes, grâce auxquelles ont lieu les changements de direction des régions droites, sont de types divers. On en décrira trois qui représentent les types les plus communs.

1° type homogène : le mésophylle devenu homogène ne montre que des cellules toutes semblables, par suite de l'absence des cellules palissadiques. Ces dernières sont remplacées par des cellules rondes, analogues à celles du parenchyme lacuneux et qui montrent entre elles des méats. En outre, toutes ces cellules, quelle qu'en soit l'origine, s'hypertrophient d'une manière considérable. Il ne semble pas que le nombre d'assises cellulaires ait augmenté, mais seulement le nombre de cellules dans une même assise. L'hypertrophie cellulaire semble suffire pour expliquer l'épaississement du limbe, épaississement malgré tout et comparativement à d'autres cécidies, faible. Ces grandes cellules sont pauvres en cytoplasme.

Les cellules épidermiques augmentent également de taille, surtout dans l'épiderme supérieur, plus faiblement dans l'épiderme inférieur.

Dans ce type de " courbe " la région correspondant au parenchyme palissadique se trouve placée à l'extérieur, du côté convexe, du fait de l'hypertrophie de ses cellules, plus accentuée dans le sens parallèle au limbe que dans l'autre . Comme le montre la figure 4 de la planche III ces cellules sont peu allongées mais fortement élargies . Il en est de même des cellules épidermiques sus-jacentes fortement hypertrophiées, étirées dans le même sens que le limbe . La courbe, assez marquée, amène la feuille vers le bas.

2° type dans lequel le parenchyme palissadique inchangé est placé dans la concavité de la courbe: dans ce deuxième type de courbure (PL.III Fig. 5) les cellules palissadiques augmentent faiblement de volume mais conservent leur forme; les cellules du parenchyme lacuneux, plus nombreuses dans une même assise - le nombre de celles-ci ne paraît pas augmenté - s'hypertrophient nettement et s'allongent parallèlement à la surface du limbe . Les épidermes s'hypertrophient aussi, mais tout particulièrement l'épiderme inférieur dont les cellules s'étirent, deviennent très plates, rectangulaires, après hyperplasie certaine comme dans le parenchyme lacuneux lui-même .

Du fait que le parenchyme palissadique présente peu de changements à l'inverse du parenchyme lacuneux, celui-ci développe une surface plus longue et la feuille se replie en sens inverse du cas précédent; le parenchyme palissadique se place dans la concavité de la courbe. Celle-ci, très marquée se situe au départ d'un redressement du limbe gallaire .

3° type dans lequel le parenchyme palissadique inchangé est placé dans la convexité de la courbe : dans ce dernier type (PL.III Fig. 6) les cellules de l'épiderme supérieur se sont hypertrophiées et les cellules palissadiques, plus courtes, montrent une tendance à devenir globuleuses. Elles se détachent d'ailleurs des cellules épidermiques par des méats que l'on peut observer entre les deux assises . Le parenchyme lacuneux ne montre que de faibles changements les lacunes disparaissent et les cellules sont peu ou pas hypertrophiées, sauf à la limite du parenchyme palissadique . L'épiderme inférieur ne montre pratiquement pas de modifications.

Il faut remarquer que dans ce troisième type le rayon de courbure est plus grand, en relation avec les faibles modifications apportées au parenchyme palissadique.

B) les régions droites : entre ces divers types de courbures se placent des portions de droites (PL.III Fig. 3) qui conservent à peu de choses près la structure normale de la feuille. Les cellules palissadiques sont quelquefois plus longues que les cellules palissadiques normales, tout en gardant la même largeur ; quant aux cellules lacuneuses elles semblent un peu plus nombreuses . On notera que dans ces régions rectilignes les cellules palissadiques

sont moins riches en chlorophylle que les cellules homologues du limbe normal.

De la combinaison de ces structures résulte l'allure crispée du bord de la feuille, ses boursofflures et son repliement général vers le bas.

On notera la présence, en terminant, de poils tecteurs unicellulaires à l'entrée de la cavité parasitaire, en particulier dans la région terminale du limbe, et de poils pluricellulaires répandus dans toute la cécidie. Les cellules possèdent, en général, du tanin.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

Observé dans le parenchyme lacuneux normal, le noyau, de faibles dimensions, est du type réticulé avec des travées sinueuses très marquées, un suc nucléaire coloré en rose, un nucléole de petite taille; il est un peu plus gros dans le parenchyme palissadique que dans le parenchyme lacuneux et son réseau apparaît plus léger.

Dans les parenchyms gallaires les changements nucléaires sont peu importants: on constate seulement une légère hypertrophie, parfois plus accentuée dans les noyaux des parenchyms placés dans les convexités des courbes, mais on ne peut soupçonner nulle part de phénomènes mitotiques anormaux.

En résumé cette cécidie ne présente que de discrets phénomènes d'hypertrophie nucléaire, consécutifs à une augmentation du suc nucléaire probablement.

C'est en bordure de la cavité gallaire que se trouvent les cellules les plus riches en cytoplasme.

Les poils renferment des noyaux du même ordre de grandeur que les noyaux normaux.

Le chondriome n'a pas été étudié.

5° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE ET LE PARASITE.

La formation de la cécidie paraît difficile à expliquer; si, en gros, il s'agit d'une augmentation de sa surface externe par rapport à la surface interne, on peut se demander pourquoi le limbe gallaire présente différentes structures.

Les courbes représentées par les figures 4 et 6, malgré leur structure différente, provoquent un enroulement général du limbe vers le bas; elles montrent d'ailleurs de profondes analogies entre elles; la figure 6 est en quelque sorte, intermédiaire entre le limbe normal et le limbe devenu homogène et il a suffi d'un effet hypertrophiant plus intense pour que l'on passe du type bifacial au type uniforme. Les parasites, en grande majorité, se développent à l'intérieur de la chambre ainsi constituée et leur présence peut

expliquer par les processus déjà indiqués pour d'autres cécidies, le mouvement du limbe vers le bas.

Par contre la figure 5 indique, non plus une courbure vers le bas, mais un redressement vers le haut de la feuille, opposé à l'allure générale de la cécidie. Cette dernière courbure paraît due à l'action de parasites situés cette fois sur la face supérieure de la feuille; c'est parce qu'il en a été vu des deux côtés qu'est avancée cette hypothèse. Comme il est probable que beaucoup de parasites externes, lors de la fixation se détachent facilement, ils sont rares dans les préparations et peu commodes à trouver; l'existence de quelques poils du côté du parenchyme palissadique semble confirmer leur présence.

La répartition irrégulière des parasites, sur et sous la feuille, engendre des " courbes " dont la structure n'est pas constamment uniforme d'un bout à l'autre du limbe replié; il se crée ainsi diverses déformations : le résultat final est que la cécidie apparaît crispée et mammelonnée.

En résumé la présence de parasites dans les courbes alors qu'ils paraissent totalement absents dans les régions droites leur fait attribuer, à eux seuls, la totalité des modifications apportées. Il y a, comme dans les exemples précédents, hypertrophie et hyperplasie, celle-ci restant faible pour l'ensemble de la galle, celle-là étant d'un effet plus marqué dans les convexités des courbes; mais encore une fois la position des parasites par rapport à ces deux effets reste la même : l'hypertrophie ayant lieu, dans le temps ou dans l'espace, postérieurement à l'hyperplasie. La substance émise agirait ici, comme dans les cécidies précédentes, suivant un gradient de concentrations.

VI.- HEMIPTEROCECIDIE du MYZUS OXYACANTHAE Koch sur CRATOEGUS OXYACANTHA L.

1° RECHERCHES ANTERIEURES.

Nous n'indiquerons que le travail de Molliard qui décrit la cécidie comme formant des plages bombées vers la face supérieure de la feuille, plages colorées en rouge ou orangé; il signale la présence de poils nombreux, l'existence de cellules à mucilage, l'augmentation de volume des cellules. Un résumé de cet article a été donné dans l'historique général des Hémiptéroécidies.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique .

On signalera très brièvement cette Hémiptéroécidie, ramassée le long de l'Orge dans les environs de Longpont (S. et O.). L'insecte vecteur est le *Myzus oxyacanthae* Koch qui, attaquant la feuille de *Cratoegus oxyacantha* L. provoque sur la surface du limbe

au voisinage de la nervure médiane des sortes de boursouflures qui entraînent le repliement plus ou moins prononcé du bord de la feuille vers le bas; celle-ci, d'abord de couleur verdâtre, devient par la suite de teinte rougeâtre.

b) en coupe.

Ce qui, en coupe transversale, frappe le plus le regard c'est l'aspect très irrégulier de la surface externe de la paroi (PL.III Fig. 7); cette surface correspond au parenchyme palissadique qui se déforme en mammelons nombreux, quelques-uns étant très saillants; à l'opposé la surface interne est beaucoup plus régulière. Dans la poche formée par le repliement de la feuille se développent les parasites, encore assez nombreux. On remarque qu'au contact des parasites, les mammelons se sont accrus d'une manière toute particulière.

C'est encore une galle ouverte.

3° ETUDE ANATOMIQUE.

a) structure de la feuille normale.

Le limbe normal (PL.III Fig. 9) présente, entre deux épidermes réguliers, formés de cellules d'assez grande taille, la structure bifaciale classique; les cellules palissadiques, de faible hauteur, y sont disposées sur deux rangs et dans le parenchyme lacuneux se voient d'assez importantes lacunes. De nombreuses cellules, tant des épidermes que du mésophylle, renferment du tanin.

b) étude de la cécidie.

Tandis que le nombre d'assises cellulaires augmente fortement, la structure bifaciale disparaît au niveau de la cécidie; on ne distingue plus alors de parenchyme palissadique et de parenchyme lacuneux (PL.III Fig. 8). Les cellules, de taille diverse et laissant entre elles des méats, montrent généralement des contours arrondis; les plus grandes, aux membranes les plus épaisses, occupent l'emplacement du parenchyme palissadique et les plus petites celui du parenchyme lacuneux. Mais ce qui paraît extraordinaire c'est la taille exagérée des cellules placées au sommet de certains mammelons, voisins du parasite; elles atteignent des dimensions considérables : de trois à six fois les dimensions des cellules palissadiques correspondantes; l'effet hypertrophiant sur ces cellules est extrêmement marqué. Les cellules épidermiques qui recouvrent ce parenchyme et qui proviennent de l'épiderme supérieur du limbe sont également volumineuses; quant aux cellules épidermiques inférieures du limbe gallaire, elles sont analogues aux cellules sus-jacentes. Les éléments conducteurs forment des faisceaux plus développés, aux éléments plus nombreux. Il n'y a pas de poils tecteurs néoformés; il reste à noter la grande richesse en tanin des cellules: richesse normale chez les Rosacées.

Dans cette cécidie les deux phénomènes habituels d'hypertrophie et d'hyperplasie se montrent fortement agissants; aussi bien dans le parenchyme palissadique que dans le parenchyme lacuneux les cellules se multiplient et s'agrandissent; néanmoins comme dans les galles précédentes l'action hypertrophiante est plus intense dans la région la plus éloignée du parasite, c'est-à-dire du côté externe, qu'à son voisinage. Encore une fois, par une sécrétion émise au cours de sa vie larvaire, le parasite provoquerait, dans le temps et dans l'espace, d'abord (ou à son contact) des phénomènes hyperplasiant, ensuite (ou à distance) des phénomènes d'hypertrophie cellulaire. On peut admettre ici encore l'existence d'un gradient de concentrations de la substance agissante.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE .

Seuls les noyaux des cellules hypertrophiées (prises parmi les plus grandes) montrent un accroissement de volume plus ou moins marqué par rapport aux noyaux normaux. Dans les cellules gigantesques dont il est question plus haut les noyaux n'ont pu être bien vus, la charge en tanin de ces cellules ayant été un grand obstacle à cette recherche; ils semblent cependant plus nettement encore hypertrophiés. Cependant leur hypertrophie est loin d'être comparable à celle qui s'exerce sur les cellules elles-mêmes. La structure nucléaire ne paraît pas modifiée et en particulier les nucléoles sont du même ordre de grandeur dans les noyaux normaux que dans les noyaux gallaires. L'action du parasite sur le noyau est donc très limitée.

Le cytoplasme est toujours plus abondant au voisinage de la cavité gallaire, dans les cellules qui constituent le tissu nourricier .

Le chondriome n'a pas été étudié.

5° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE ET SUR LE PARASITE .

La formation de la cécidie peut s'expliquer ici encore par la différence de comportement des deux parenchymes de la feuille; à l'hyperplasie générale succède une hypertrophie intense de la zone externe seule; celle-ci, plus développée que la zone opposée, provoque l'enroulement du limbe vers le bas. L'épaississement irrégulier de la paroi de la cécidie est probablement en relation avec les parasites fixés pendant toute leur croissance, on peut le supposer, au même emplacement de la paroi. A chacun d'eux correspondrait un mamelon.

Les parasites montrent de nombreux petits noyaux se colorant normalement au Feulgen ; d'autres types de noyaux n'ont pu être vus .

Cette cécidie est intéressante pour l'action particulièrement hyperplasiant et hypertrophiant de l'insecte vecteur sur les cellules, son action sur le noyau restant beaucoup plus

discrète.

3. LES COCCIDES .

La dernière Hémiptéroécidie a pour agent causal un Coccide .

VII. - HÉMIPTÉROECIDIE DE L'ASTEROLEUCANIUM MASSALONGOIANUM LARZ.-T. sur HEDERA HELIX L.

Elle a été recueillie dans la région lyonnaise, à Couzon-au-Mont d'Or, Rhone.

1° RECHERCHES ANTERIEURES .

A propos de cette cécidie Lacaze-Duthiers (1853) écrit : le Lierre " présente fréquemment sur les pétioles de ses feuilles, moins fréquemment sur les tiges, des renflements olivaires, de véritables tumeurs, sur lesquelles je n'ai jamais vu, pas plus que dans l'intérieur, de larves ou insectes ". Il note une hypertrophie des parenchymes seuls dont les cellules sont devenues trois ou quatre fois plus grandes, les épidermes et les éléments conducteurs n'étant pas modifiés. Houard décrit dans sa thèse (1903) la galle caulinaire et la galle du pétiole de ce Coccide . Pour cette dernière il note que " le Coccide se fixe le plus souvent à la face supérieure du pétiole, dans le sillon largement ouvert que limitent les deux petites ailes latérales; ses piqures et sa succion produisent bientôt une forte hyperplasie et l'apparition d'un renflement fusiforme de 3 mm de diamètre " . Il décrit la coupe transversale, menée au niveau de la larve: elle possède un contour un peu irrégulier; le sillon pétioleaire est moins net que dans l'organe sain et souvent même convexe en son milieu, ce qui indique une active multiplication cellulaire. En effet, à droite et à gauche de cette région les cellules corticales présentent des cloisonnements, d'abord très nombreux mais qui vont en diminuant au fur et à mesure qu'on s'éloigne du parasite; elle se propage ensuite dans le parenchyme central du pétiole.... quand tout le tissu central est ainsi cloisonné la multiplication cellulaire envahit le parenchyme situé entre les faisceaux et les écarte de plus en plus Dans la galle âgée toutes les cellules en voie de multiplication épaississent et lignifient leurs parois; la lignification débute du côté du Coccide, se propage ensuite de chaque côté dans l'écorce puis entre les faisceaux et occupe finalement toute la région centrale ". Mais le noyau et la mitose ne sont l'objet d'aucune observation.

Küster note que les galles de Coccides sont peu nombreuses et renvoie à Houard pour l'étude de celle d'Asteroleucanium Massalongoianum.

Ross (1932) ne consacre que quelques lignes à cette cécidie; ce sont des renflements fusiformes ou allongés, dûs à la division des cellules, surtout des cellules corticales, et à leur

étirement. Mais, comme Houard, il laisse de côté toute observation cytologique.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

L'insecte vecteur : *Asterolecanium Massalongoianum* Targ-T, parasite les rameaux et les pétioles du Lierre grimpant (*Hedera helix* L.) . Ces organes s'épaississent alors sur tout ou partie de leur longueur, d'une manière généralement progressive, de part et d'autre et vers le parasite, d'où l'aspect fusiforme de la cécidie; elle peut rester rectiligne ou encore, ce qu'elle fait souvent, s'incurver. Sa surface est mammelonnée, irrégulière, parsemée de dépressions ou de bosses et l'ensemble apparaît de couleur grisâtre. Les feuilles voisines peuvent se déformer légèrement.

En coupe la cécidie est pleine, et montre à l'extérieur, le parasite logé au fond d'une dépression, contre l'épiderme.

3° ETUDE ANATOMIQUE .

a) le pétiole normal

La cécidie ayant été étudiée sur un pétiole on décrira d'abord la structure de celui-ci.

La forme du pétiole normal est bien connue (PL.III Fig. 18) ; on sait qu'il est souvent déprimé sur sa face supérieure par un sillon longitudinal bordé par deux carènes plus ou moins saillantes; son épiderme (PL.III Fig. 10) , aux cellules régulières et nettement cutinisées, recouvre deux ou trois assises de collenchyme au-dessous desquelles se place l'écorce aux cellules arrondies, laissant entre elles des méats triangulaires ou quadrangulaires et s'étagant sur huit-dix assises environ; viennent ensuite les faisceaux libéro-ligneux, au nombre de cinq dans le cas étudié, dont un se situe dans le plan de symétrie du pétiole, plan qui passe, à l'opposé, au milieu du sillon médian; en face de chacun d'eux dans le parenchyme cortical, est creusé un canal sécréteur . Ces faisceaux comprennent, chacun, dans les échantillons étudiés un petit nombre d'éléments vasculaires, disposés en files rayonnantes divergeant vers l'extérieur, une zone génératrice libéro-ligneuse, et une plage de phloème avec des ilots criblés séparés. Enfin le parenchyme occupant le centre du pétiole est constitué de grandes cellules arrondies, aux dimensions supérieures aux cellules corticales et qui se séparent par des méats ou même de petites lacunes.

b) étude de la cécidie .

Une coupe transversale faite à une certaine distance du parasite montre que le pétiole a perdu sa forme caractéristique et s'est arrondi ; le sillon a disparu, mais en même temps la surface de la section s'est fortement augmentée. La comparaison entre la figure 10 $\times$ planche III représentant le pétiole normal et la figure II planche III de la coupe maintenant décrite suffit à tout commentaire : l'épaississement du pétiole est considérable . L'observation de la

coupe révèle que cette tuméfaction est consécutive à une hypertrophie intense des cellules, aussi bien celles de l'écorce du pétiole que celles du parenchyme central. Il n'est que de comparer les cellules normales de la figure 10 $\times$ planche III, et les cellules gallaires des figures 12 et 13 planche III pour être frappé du degré d'hypertrophie atteint. Les dimensions cellulaires ont été multipliées de quatre à cinq fois, ce qui équivaut à un volume égal entre 64 et 125 fois le volume normal; les méats intercellulaires se sont aussi agrandis. Mais il est important de noter que le nombre des assises de l'écorce ou du parenchyme central est resté sensiblement le même; il ne semble pas, ou alors ce phénomène est très discret, qu'il y ait augmentation du nombre des assises cellulaires. Les parenchymes-cortical et central - se sont donc seulement hypertrophiés.

Tout autour du pétiole les cellules épidermiques elles-mêmes s'agrandissent en s'étirant tangentiellement à la surface tandis que les cellules collenchymateuses disparaissent et font place à des cellules banales hypertrophiées. Les faisceaux libéro-ligneux eux-aussi se modifient mais d'une tout autre manière: ils gagnent en importance par leurs éléments lignifiés plus nombreux; le phloème plus développé se recouvre aussi d'une gaine sclérifiée externe, formée de quelques assises cellulaires seulement. Parmi ces faisceaux, l'un d'eux (voir fig. II planche III), se remarque par son allure plus anormale, par sa lignification plus poussée, par son phloème beaucoup plus réduit: il s'agit du faisceau libéro-ligneux situé du côté où se rencontrera le parasite, placé par conséquent le plus près de lui, ainsi que le révèle la coupe faite à son niveau.

On retrouve dans cette seconde coupe tous les aspects de la coupe précédente : forme arrondie du pétiole, hypertrophie intense des cellules corticales et centrales, forme anormale des faisceaux conducteurs, en particulier de celui qui avoisine le parasite et dans lequel le phloème a presque entièrement disparu. Mais deux points intéressants restent à signaler. Le premier concerne la présence d'éléments lignifiés du type réticulé surtout (fig. 14 PL. III), courts, agencés sans ordre bien particulier, d'origine corticale pour la plupart, formant une plage située à une certaine distance du parasite et qui se relie aux faisceaux conducteurs les plus proches. Ces éléments paraissent drainer vers les cellules qui avoisinent le parasite, d'une manière plus rapide, les éléments nutritifs qui leur sont nécessaires: il semble juste d'en faire des éléments conducteurs. Le second point intéresse plus directement le parasite, celui-ci plaqué contre l'épiderme provoque à son contact, non plus une hypertrophie cellulaire, mais une hyperplasie (PL. III Fig. 15); tout autour de lui, en effet, les cellules épidermiques et les cellules corticales sous-jacentes, disposées sans ordre bien net ou agencées en files de trois ou quatre cellules, sont beaucoup plus petites que les cellules hypertrophiées voisines; elles sont même plus petites que les cellules normales correspondantes; de plus le parasite est logé dans une dépression, due à ce que les cellules hypertrophiées élèvent tout autour de lui une sorte de cratère en se multipliant. Cette zone, quoique peu importante dans l'ensemble, est nettement caractéristique et signale l'emplacement du parasite toutes les fois où il est absent.

La coupe longitudinale confirme les aspects entrevus dans la succession des coupes transversales, mais de plus elle permet de se rendre compte que les cellules corticales ou centrales témoins, habituellement allongées, font place à des cellules isodiamétriques : l'hypertrophie est donc dirigée parallèlement à la section du pétiole; cependant au voisinage du parasite les cellules hyperplasiées restent faiblement rectangulaires tout en étant plus courtes que les cellules normales.

Des deux phénomènes provoqués par le parasite : hyperplasie et hypertrophie, cette dernière est la plus frappante; elle est d'ailleurs fonction de l'âge de la galle mais aussi de la distance des cellules au parasite. En effet, dans certaines cécidies, l'hypertrophie, uniforme de part et d'autre du parasite intéresse d'abord toute la section du pétiole puis se poursuit seulement sur la face du pétiole occupé par le parasite tandis que les cellules du côté opposé retrouvent des dimensions normales, enfin plus loin encore l'ensemble fait retour à la structure témoin. Il arrive aussi que les cellules placées dans le secteur du parasite soient moins hypertrophiées que celles placées au-delà de ce secteur; enfin que dans ce secteur les cellules du parenchyme central soient hypertrophiées tandis que les cellules corticales sous-jacentes ne le sont pas encore. L'hypertrophie gagne latéralement avant de descendre en profondeur, en relation probable avec la présence des faisceaux conducteurs anormaux voisins, qui transportent plus rapidement le stimulus.

En résumé l'Hémiptère provoque à son contact une zone limitée de cellules hyperplasiées et au-delà une forte hypertrophie cellulaire, les cellules augmentant de taille dans des proportions considérables.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau et la mitose.

Le noyau normal, de forme allongée ou arrondie, appartient au type semi réticulé (PL.III Fig. 16a). La chromatine se présente, en effet, dans un suc nucléaire clair, sous forme d'un réseau, pâle d'ailleurs, peu serré, sur lequel apparaissent de petits chromocentres souvent localisés à la périphérie. Le nucléole, unique, accompagné de un ou deux petits chromocentres, est de petite taille. Les dimensions varient légèrement suivant que les noyaux appartiennent au parenchyme cortical (PL.III Fig. 16 a) ou au parenchyme central (PL.III Fig. 17 a) : ceux-ci étant parfois plus gros que ceux-là.

Dans la cécidie il est surtout intéressant de savoir ce que sont devenus les noyaux des cellules hypertrophiées; eux-aussi ont augmenté de volume mais dans des proportions beaucoup moins fortes que les cellules qui les renferment : leurs dimensions sont en moyenne égales à une fois et demie celles des noyaux normaux correspondants ; (PL.III Fig. 16 b et 17 b); il y a par conséquent une énorme différence entre le degré d'hypertrophie cellulaire et le

degré d'hypertrophie nucléaire .

Dans les autres cellules : éléments conducteurs, cellules hyperplasiées au voisinage du parasite, on n'observe pas de modifications, les noyaux sont semblables ou plus petits que les noyaux témoins . En résumé l'hypertrophie atteint bien les noyaux comme les cellules mais dans des proportions différentes et de beaucoup.

D'une manière générale la structure des noyaux gal-laires ne présente pas de grosses modifications : le réseau paraît plus lâche, par contre le nucléole est nettement plus volumineux (PL.III Fig. I6 b) . L'hypertrophie nucléaire serait donc consécutive à une augmentation de volume du suc nucléaire .

Des figures de mitose n'ont été rencontrées dans aucune des cécidies qui ont été étudiées; il semble que cela ne doive pas surprendre car le nombre des assises corticales ou centrales reste, comme on l'a déjà indiqué, inchangé à peu de choses près ; cela suppose une absence de multiplication et par conséquent une hypertrophie directe - après celle de la cellule - du noyau, sans intervention aucune de mitoses anormales .

Par contre les cellules placées au contact du parasite se sont multipliées: on y observe en effet des fins de télophase avec la nouvelle membrane en formation, ce qui implique des divisions normales.

On peut donc conclure que le parasite agit sur le noyau d'une manière beaucoup plus faible que sur la cellule et provoque des divisions cellulaires seulement à son contact, celles-ci restant normales.

b) le cytoplasme .

Le cytoplasme est particulièrement abondant dans les cellules hyperplasiées qui apparaissent nettement colorées en vert par le vert lumière, elles correspondent au tissu nourricier; au-delà les cellules hypertrophiées qui en renferment moins, sont plus claires car les vacuoles y prennent plus d'importance. Comme dans toutes les cécidies ce sont les cellules les plus proches de l'agent parasitaire qui sont les plus riches en matière vivante.

c) le chondriome.

Le chondriome est partout représenté par des chondriocontes de longueur variable et par des mitochondries plus nombreuses, isolées ou groupées en chapelots. Des plastes sont également visibles dans la région corticale .

5° LE PARASITE ET LA FORMATION DE LA CECIDIE .

Le parasite n'a été qu'imparfaitement observé parce

que, fixé à l'extérieur de la cécidie, à même l'épiderme du pétiole, il a été le plus souvent entraîné par les liquides fixateurs ou ceux utilisés par la suite. On sait qu'il vit plaqué contre l'épiderme, dans une dépression plus ou moins profonde et étendue; souvent plusieurs parasites se succèdent le long du pétiole ou de la tige et leurs effets interfèrent; il s'ensuit l'aspect inégal, mamelonné de l'organe qui les porte.

Son action cécidogène est particulièrement intéressante non tant par l'hypertrophie et l'hyperplasie elles-mêmes que l'on retrouve dans tous les cas précédents, non plus par la structure de cette cécidie qui est des plus simples, mais par la netteté, pourrait-on dire schématique, qui sépare les deux effets habituels. La simplicité même de la cécidie permet de séparer d'une manière très nette les deux effets successifs qui la construisent. Le parasite au cours de son développement agit par hypertrophie sur les anciennes cellules de l'écorce ou du parenchyme central situées toutes à une certaine distance de lui, tandis qu'à son voisinage immédiat il crée un parenchyme nouveau par hyperplasie des anciennes cellules qui de ce fait sont devenues plus petites. A son voisinage le parasite provoque donc des multiplications cellulaires alors qu'il en est incapable sur des cellules plus éloignées, pourtant de même type; en revanche s'exerce sur elles l'action hypertrophiante. Encore une fois la succession des deux phénomènes classiques, ici nettement séparés, fait penser à l'émission d'une substance qui près de son lieu d'origine jouerait un rôle excitomitotique et plus loin, par conséquent à une plus faible concentration, serait hypertrophiante. On remarque d'ailleurs que l'on passe progressivement des petites cellules de la zone hyperplasiée aux grandes cellules hypertrophiées, par des cellules de taille intermédiaire, ce qui appuie cette hypothèse.

L'action cécidogénétique se réalise donc par une substance dont les effets s'exercent parallèlement à un gradient de concentrations.

APERÇU GENERAL SUR LES CECIDIES D'HEMIPTERES .

Les Hémiptéroécidies étudiées présentent plusieurs types morphologiques : ce sont des enroulements du bord de la feuille ou du pétiole, des formes en gousse ou des bourses pédiculées sur le limbe, ou enfin des protubérances du pétiole. De toutes façons il s'agit toujours de galles dont la cavité parasitaire communique directement avec l'extérieur, mais avec un degré d'ouverture variable. Le type le plus simple est celui de l'*Asteroleucanium Massalongianum* où le parasite, complètement externe, est à peine protégé par les bords de la cuvette qui le loge. Si l'on considère ensuite les cécidies dues au *Myzus oxyacanthae* et au *Cryptosiphum artemisiae* chez les Aphidides, au *Rhinocola speciosa* chez les Psyllides, on est en présence d'un degré plus élevé d'organisation car la protection de l'Insecte est plus grande du fait du repliement du bord de la

feuille . Ce sont cependant de vraies galles ouvertes car le parasite est largement au contact du milieu ambiant. Si maintenant on regarde la cécidie du *Tetraneura ulmi* on remarque que la cavité gallaire est mieux individualisée, et ne communique avec l'extérieur que par un goulot étroit; enfin chez les *Pemphigus* la galle tend à se fermer mais emploie pour cela des moyens simples, d'ordre mécanique surtout. Si celle du *Pemphigus marsupialis* est encore largement ouverte, du fait de sa forme en gouttière, dans les deux autres espèces une cavité gallaire presque close se détermine. Chez le *Pemphigus piriformis* le parasite s'enveloppe d'une sorte de chape conique mais encore percée à son sommet d'un orifice; chez le *Pemphigus spirothaecae* la fermeture est plus complète, quoique obtenue toujours par des moyens mécaniques simples : un enroulement du pétiole, met le parasite à l'abri à peu près complet de l'atmosphère externe; néanmoins sa sortie sera facilitée par le relâchement de la spire qui se produit à l'automne, au moment de la chute des feuilles, moment où les insectes, enfermés dans la chambre larvaire sont pourvus d'ailes; malgré les apparences c'est toujours une galle ouverte. On remarquera que les Hémipterocécidies du limbe sont parmi les plus ouvertes : la feuille se replie, se creuse ou se déforme facilement .

En résumé on trouve dans ces cécidies d'Hémiptères des types largement ouverts et d'autres qui font, en quelque sorte le passage vers les galles entièrement fermées que l'on rencontrera seulement chez les Hyménoptères; comme on l'a vu, s'observent aussi des intermédiaires.

Si l'on se place maintenant au point de vue histologique il faut considérer séparément les cécidies du limbe et les cécidies du pétiole.

1° On retrouve dans les cécidies du limbe deux zones correspondant aux parenchymes palissadique et lacuneux plus ou moins modifiés.

Dans certaines galles, peu évoluées à ce point de vue celle du *Rhinocola speciosa*, du *Pemphigus marsupialis*, du *Cryptosiphum artemisiae* (dans certaines parties seulement), on distingue encore les deux parenchymes classiques du mésophylle; cependant la paroi gallaire montre une augmentation de taille des cellules de l'intérieur vers l'extérieur .

Il arrive que les cellules palissadiques soient plus nombreuses que dans le cas normal et que le nombre d'assises ait augmenté; les divisions cellulaires ont dû se faire toujours dans le même sens de façon à donner des cellules semblables et semblablement disposées, côte à côte ou superposées, ce qui permet de supposer l'existence d'une certaine polarité dans la division que l'on ne trouve pas dans les cellules non arrangées du parenchyme lacuneux .

Dans les cécidies plus évoluées au point de vue his-

tologique, les deux parenchymes sont profondément transformés et la structure bifaciale a complètement disparu; en particulier les cellules palissadiques sont remplacées par des cellules aux contours arrondis, analogues à celles du parenchyme lacuneux; on s'aperçoit alors que les cellules les plus externes sont fortement hypertrophiées tandis que les cellules les plus internes sont de petite taille. Comme il a été indiqué plus haut l'augmentation de volume des cellules de la paroi se fait dans une direction centrifuge. C'est le cas pour les hémiptéroécidies du *Tetraneura ulmi*, du *Myzus oxyacanthae* et enfin de certaines courbes dans celle du *Cryptosiphum artemisiae*.

2° cécidies de pétiole: le pétiole ne présentant pas comme la feuille de parenchymes hautement spécialisés, ses modifications sont moins apparentes. Dans le cas le plus simple, celui de l'*Asteroleucanium Massalongoianum*, l'hypertrophie est quasi générale sauf au contact du parasite où un faible nombre de cellules se multiplient; dans les autres cécidies dues au *Pemphigus piriformis* et *P. spirothecae*, les files cellulaires augmentent en nombre tandis que les cellules les plus hypertrophiées se situent comme toujours vers l'extérieur de la galle, à une certaine distance du parasite.

En résumé on constate dans toutes les cécidies, qu'elles soient largement ouvertes ou non, un effet hyperplasiant et un effet hypertrophiant. L'hypertrophie atteint son maximum dans les assises situées vers l'extérieur tandis qu'une zone hyperplasiée à petites cellules subsiste contre le parasite; les cellules y sont même parfois plus petites que les cellules normales, comme le montre la galle du *Tetraneura ulmi* ou encore celle de l'*Asteroleucanium Massalongoianum*.

L'étude des noyaux des diverses cécidies montre qu'ils réagissent faiblement à l'action du parasite; on assiste seulement à une hypertrophie du noyau, variable suivant les cellules, plus marquée pour les cellules de la zone externe et atteignant son maximum dans des poils tecteurs. La structure du noyau reste celle du noyau normal ou à peu près; on ne constate pas de modifications essentielles de la charpente chromatique ni du nombre de chromocentres. On a signalé au passage - cécidie du *Tetraneura ulmi*, de l'*Asteroleucanium Massalongoianum* - qu'il pouvait y avoir un allègement du réseau consécutif à l'hypertrophie. Les mitoses toutes les fois où elles ont pu être observées se sont révélées normales: tous les stades sont représentés, le fuseau présent. Il n'y a donc aucune déviation du mécanisme mitotique; l'hypertrophie nucléaire semble directe, à la suite d'une augmentation de volume du suc nucléaire lui-même.

Le chondriome reste dans l'ensemble non modifié.

Dans les cellules, voisines du parasite, qui appartiennent à la zone à petites cellules se fait une synthèse active de matière vivante, aussi sont-elles abondamment garnies de cytoplasme; le voisinage du parasite exacerbe le métabolisme de la cellule proche. L'ensemble de ces cellules riches en cytoplasme, dans lesquelles

les parasites peuvent chercher leur nourriture, forme le tissu nourricier. Parfois se créent des éléments conducteurs particuliers qui apportent plus rapidement à ces cellules les matériaux nécessaires à cette élaboration : c'est le cas de la cécidie d'*Asterolecanium Massalongoianum*.

Les larves montrent, elles aussi, des noyaux intéressants, bien colorés au Feulgen et dont l'étude complète serait intéressante.

C'est au cours de leur développement que les parasites émettent une substance, évidemment hypothétique encore, qui provoque par des effets hyperplasants et hypertrophiants conjugués la construction de la cécidie. Les deux effets se manifestent à la fois dans le temps et dans l'espace : l'hyperplasie apparaît la première et atteint plus ou moins tous les tissus, l'hypertrophie fait suite mais avec des degrés ; nulle dans les cellules placées au contact du parasite, elle exerce une action grandissante en traversant la paroi gallaire; ce sont donc les cellules externes de cette dernière qui sont les plus volumineuses; les mitoses sont alors arrêtées. Par contre les cellules au voisinage du parasite montrent le plus longtemps des figures de mitose et restent de petite taille. L'effet hyperplasiant s'y maintient plus longtemps. Comme il a été dit déjà, à cette succession de phénomènes peut correspondre un gradient de concentrations de la substance agissante qui dans une zone de concentrations élevées provoque la multiplication des cellules, et dans une zone de concentrations inférieures, leur hypertrophie ; d'ailleurs la cécidie de *Rhinocola speciosa*, celle de *Cryptosiphum artemisiae*, celle de *Pemphigus spirothecae* permettent bien de voir que l'effet hypertrophiant est le dernier à exercer son action sur les cellules gallaires puisque grâce à lui la feuille ou le pétiole gallaire finit par se dérouler; il paraît logique d'admettre qu'à la fin du développement la substance agissante est produite à faible concentration de sorte que sa diffusion ne peut entraîner qu'un effet hypertrophiant. Les hypothèses émises pour les Acarocécidies s'appliquent donc à l'ensemble des Hémiptéroécidies.

Quelques remarques peuvent se placer ici : tout d'abord en regardant l'ensemble des cécidies foliaires étudiées on voit que l'action hyperplasante (ou l'action hypertrophiante) peut s'exercer sur n'importe lequel des deux parenchymes palissadique ou lacuneux; le changement de structure est seulement fonction de la position des parasites, suivant qu'ils sont placés à la face supérieure ou à la face inférieure de la feuille. Ceci montre que les parenchymes réagissent de la même façon au parasite : le parenchyme placé au voisinage étant surtout hyperplasié, l'autre, plus éloigné étant surtout hypertrophié.

On remarquera qu'il n'y a pas, dans les galles foliaires, correspondance entre la transformation plus ou moins complète des parenchymes et le degré d'ouverture de la galle: c'est ainsi que les transformations tissulaires les plus marquées se rencontrent aussi bien dans la cécidie entièrement ouverte du *Myzus oxycanthae* que dans celle mieux fermée du *Tetraneura ulmi*; par contre, comme on le verra, ce n'est que dans les cécidies ouvertes que l'on

retrouve encore la structure hétérogène ou biraciale (évidemment plus ou moins modifiée) : c'est le cas de celle du *Pemphigus marsupialis*, d'origine foliaire également, et qui conserve cependant les deux types de parenchymes .

La forme et la structure d'une cécidie dépendent du développement des parasites mais aussi de l'emplacement des oeufs : en surface ou en profondeur, en bordure ou en plein limbe . Cet emplacement est déterminé à l'avance pour chaque insecte; il est dû à ce que l'on a appelé déjà l'atavisme de l'insecte vecteur .

Ces Hémiptéroécidies forment, dans l'ensemble, un groupe homogène, et présentent tant dans leur aspect morphologique que dans leur structure anatomique et cytologique de grandes ressemblances avec les Acarocécidies étudiées.

--:--:--:--:--:--:--:--:--:--

CHAPITRE III.-- ZOOCECIDIES D'INSECTES

2° PARTIE

DIPTEROCECIDIES

RESUME DES TRAVAUX ANTERIEURS EFFECTUES SUR DES DIPTEROCECIDIES NON ETUDIEES .

En dehors d'ouvrages généraux citons tout d'abord la publication de Dufour (1846) qui observe une hypertrophie cellulaire dans des galles de *Verbascum* et de *Scrophularia* provoquées par des Cécidomyides . Lacaze-Duthiers (1853) décrit dans des galles de l'*Eryngium campestre* " une hypertrophie de la portion médullaire de la tige " ; sa description d'une galle de Ronce (sans indication d'agent cécidogène mais qui paraît être celle de *Lasioptera*) ne renferme pas davantage d'indications cytologiques. C'est avec les travaux de Molliard qu'apparaissent les premiers renseignements de cet ordre. Sa thèse sur les cécidies florales (1895) donne le résumé suivant relatif aux Diptérocécidies : " les organes attaqués subissent le plus souvent une hypertrophie sans que les caractères essentiels de leur structure soient modifiés. Les cellules hypertrophiées ont un protoplasme plus abondant, un noyau plus gros, un nucléole plus distinct ". Comme on le voit ces observations sont malgré tout sommaires; il n'y a pas, en effet, davantage de précisions dans le texte lui-même .

La thèse de Fockeu (1896) décrit quelques Diptérocécidies; celles de l'*Hormomya pilifera* et *H. fagi* sur le Hêtre commun, de l'*H. ou Oligotrophus capreae* et du *Cecidomya marginetorquens* sur le Saule . Il en fait une description morphologique et anatomique poussée, étudie leur biologie, formule des hypothèses, établit des rapprochements mais le point de vue cytologique, nucléaire et mitotique est pratiquement absent. La description par Daguillon en 1898 d'une diptérocécidie foliaire sur *Hypericum perforatum* est uniquement anatomique ; il en est de même du travail de Houard (1899) sur deux galles de Génévrier; la seule indication cytologique, nous la trouvons dans la phrase suivante : le liber possède comme annexe un nombre considérable de cellules à gros noyau formant l'aile nourricière "

Molliard étudie en 1902 la galle de *Cecidomyia cattleyae* n. sp. qui provoque sur les racines aériennes de cette Orchidée des renflements très apparents. Là ou les loges gallaires se situent dans la partie profonde de l'écorce et : " les cellules qui

délimitent immédiatement la cavité offrent un protoplasma abondant et un noyau très volumineux à réseau chromatique très apparent; le noyau des cellules plus éloignées présente un réseau chromatique plus diffus, il apparaît comme finement granuleux et offre le même aspect, à la taille près, que le noyau des cellules de même âge dans la racine normale; on retrouve ces noyaux volumineux dans l'endoderme, le péricycle et les tissus vasculaires avoisinant la cavité gallaire ". Quant aux cellules de l'écorce leur nombre n'est pas modifié " toutes les cellules s'étirent dans le sens radial; cette augmentation dans les dimensions des cellules est accompagnée d'une division nucléaire, surtout dans la zone qui correspond à la région fibreuse de la racine normale ". En résumé il existe un tissu nourricier en bordure de la cavité gallaire avec de gros noyaux, et au-delà de plus grosses cellules renfermant plusieurs noyaux .

La thèse de Houard (1903) et sa note à l'Académie de la même année décrivent quelques diptéroécidies mais c'est toujours le point de vue anatomique qui prévaut, à part les indications classiques d'hyperplasie et d'hypertrophie cellulaire . Il en est de même pour les acrocécidies qu'il décrit dans les Annales des Sciences naturelles en 1904 et dont il résume les résultats dans une note à l'Académie des Sciences. Deux publications de Daguillon en 1904 sur une acrocécidie de *Veronica chamaedrys* parasitée par *Perissia veronicae*, et en 1905 sur la cécidie de *Rhopalomya millefolii* sur *Achillea millefolium*, montrent que l'auteur a vu la simplification de la structure du mésophylle, mais ne renferment aucune indication cytologique . En 1905 Houard décrit, dans deux publications, des Diptéroécidies de Gênevriers; il indique seulement " des phénomènes d'hypertrophie et d'hyperplasie atteignant leur maximum d'intensité dans les feuilles éloignées du parasite, appartenant au second et troisième verticille déformé " Une note de Daguillon sur les cécidies de *Rhopalomya tanaceticola* sur *Tanacetum* ne renferme pas plus que ses autres publications d'observations cytologiques.

Küster décrit dans son traité (1911) diverses diptéroécidies et signale au passage des phénomènes d'hyperplasie et d'hypertrophie cellulaire . Pour Cosens (1912) les galls produites par ces insectes présentent des degrés variés de complexité; quelques formes sont aussi simples de structure que les Acarocécidies, d'autres présentent des caractères anatomiques très différenciés. Melle M.M. Verrier étudie en 1930 quelques galls de capitules de Composées. Nous relevons dans son article que la présence de l'insecte, ici *Urophora* sals sur *Carduus nutans*, provoque l'hypertrophie du noyau, une plus grande abondance des enclaves protoplasmiques; elle accroît la résistance du chondriome aux agents qui le détruisent généralement .

Ross (1932) décrit, au point de vue morphologique et anatomique, plusieurs types de Diptéroécidies; pour ne citer qu'un seul exemple plus longuement étudié par l'auteur, celui de la cécidie de *Mikiola fagi*, il observe dans sa paroi d'abord une région externe dure qui en occupe les 6/7, aux cellules étirées radialement et lignifiées, dont le cytoplasme transparent est pauvre en chloroplastes, puis une région interne constituée de petites cellules

riches en protoplasme et à parois minces: c'est la couche nourricière. Il note que dans les galles dues à un enroulement du bord de la feuille ce dernier est très marqué.

La description par Haumesser en 1933 de la diptéroécidie florale produite par *Asphondylia Dufouri* sur *Verbascum floccosum*, reste dans le domaine anatomique. Par contre quelques renseignements cytologiques sont fournis par Bais dans un article décrivant la diptéroécidie foliaire de *Perrisia viciae* sur *Vicia cracca*. L'auteur observe une hypertrophie quasi-générale des cellules et l'homogénéisation du mésophylle; il signale également une hypertrophie nucléaire des épidermes et des parenchymes; pour l'épiderme inférieur, par ex., " les noyaux ont jusqu'à 15 et 16 microns de diamètre, ce qui accuse une hypertrophie relativement considérable. Leur nucléole est très apparent ". L'année suivante Christmann dans un article très intéressant sur la galle de *Perrisia carpini* sur *Carpinus betulus* suit son développement et décrit sa structure; il observe une hypertrophie des parenchymes au voisinage du parasite et leur homogénéisation, mais les indications cytologiques sont rares et sommaires; il signale cependant que le protoplasme des cellules du tissu nourricier " est devenu très dense et le noyau très apparent ". Enfin en 1936 les diptéroécidies du *Rhopalomya millefolii* déjà décrites par Daguillon sont réétudiées par Legée mais pas plus que le premier auteur celui-ci ne donne de renseignements à proprement parler cytologiques.

ETUDE DES DIPTEROCECIDIES .

Les Diptéroécidies qui seront maintenant décrites sont dues à ces Cécidomyides appartenant aux genres suivants : *Perrisia*, *Putoniella*, *Mayetiola* et *Oligotrophus*. Dans l'exposé nous suivrons l'ordre indiqué ci-dessus .

I.- DIPTEROCECIDIE du PERRISIA AFFINIS Kieff sur VIOLA sp.

I° RECHERCHES ANTERIEURES .

Houard fournit une liste de publications ayant trait à cette cécidie, et parmi elles un article de Bezzi (1899) qui se borne à une description morphologique et anatomique de la cécidie mais qui est intéressant en ce qu'il donne pour l'insecte vecteur les dénominations successives qu'il a portées, ce qui permet d'éviter des confusions, et auquel on peut se référer le cas échéant. Dans le même esprit le travail de Cotte est également intéressant. Toutefois nous n'avons jamais observé, comme l'indique l'auteur : " que la couleur de la partie enroulée de la feuille se rapproche souvent de celle de la fleur de la même plante " (page 16).

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique .

~~La région externe de la paroi gallaire s'élargit considérablement.~~

C'est sur une Viola non déterminée qu'ont été recueillies les premières cécidies provoquées par un *Perrisia*, ici *Perrisia affinis* Kieff. La cécidie, placée à proximité du pétiole, est due à l'enroulement vers le haut, sur une longueur de 10 à 15 mm, du bord de la feuille; à maturité elle est généralement incurvée en son centre. Primitivement de teinte verdâtre elle peut subir une décoloration et virer plus tard au blanchâtre.

b) en coupe .

En coupe transversale (PL .IV Fig. I) passant par le milieu de la cécidie, on constate que l'enroulement de la feuille est accompagné d'un fort épaississement du limbe; celui-ci se replie complètement sur lui-même, parfois presque en deux tours de spires et dans l'espace central ainsi créé se développent les larves. La cavité larvaire, plutôt réduite, est assez bien fermée. On aperçoit, plus ou moins espacés, des poils tecteurs à l'entrée, sur l'épiderme externe et dans la cavité gallaire.

3° ETUDE ANATOMIQUE .

a) de la feuille normale .

Le limbe normal (PL.IV Fig. 2) est limité par un épiderme supérieur et un épiderme inférieur formés tous deux de grandes cellules d'allure quadrangulaire; entre ces deux épidermes se placent un parenchyme palissadique à une seule assise de cellules et un parenchyme lacuneux aux cellules arrondies, séparées par des méats et des lacunes, et dont la dernière assise, voisine de l'épiderme inférieur est par endroits plus régulière . De place en place s'observent, prolongeant des cellules de l'épiderme supérieur, quelques poils tecteurs à surface irrégulière, plus courts ou de longueur égale à l'épaisseur du limbe (PL.IV fig.3) . Enfin dans les deux épidermes se voient , nettement espacées, des cellules bourrées de tanin.

b) étude de la cécidie .

Assez loin de la zone fortement touchée par la cécidogenèse on observe que le limbe, encore de faible épaisseur, a modifié sa structure et est constitué par un mésophylle homogène, dont les cellules aux contours arrondis, laissent entre elles des méats plus ou moins importants. Les deux épidermes, supérieur et inférieur, inchangés, sont recouverts d'une cuticule à surface très irrégulière, hérissée de crêtes; çà et là, des cellules épidermiques s'allongent en poils tecteurs analogues aux poils normaux. Le limbe s'épaissit ensuite peu à peu, et le parenchyme homogène se partage progressivement en deux régions caractérisées chacune par la dimension et la forme des cellules qui les composent; du côté de l'épiderme inférieur-côté externe de la galle - les cellules restent rondes et s'hypertrophient, tandis que dans la région de l'épiderme supérieur-côté interne de la galle - on distingue en moyenne deux ou trois assises de cellules plates, rectangulaires, au long côté parallèle au limbe. Enfin dans la cécidie proprement dite (PL.IV fig.4) ce partage s'accroît en même temps que s'épaissit fortement le limbe.

La région externe de la fausse galle s'allonge considérablement grâce à l'augmentation du nombre des assises cellulaires et aussi grâce à leur hypertrophie; celle-ci, d'autant plus marquée qu'elle atteint des cellules plus proches de l'épiderme, est tout particulièrement forte dans certaines d'entre elles. Par contre dans la région opposée - voisine de l'épiderme interne - on retrouve un tissu formé de quatre, cinq, six ou même davantage, assises de cellules beaucoup plus régulières, plus petites, isodiamétriques ou faiblement rectangulaires, presque sans méats et riches en cytoplasme. Cette région à petites cellules qui se continue du même côté tout le long de la cavité gallaire correspond comme dans les cécidies précédentes à une zone de forte multiplication et au tissu nourricier. Entre ces deux régions se placent des cellules d'un type intermédiaire: l'augmentation de volume des cellules est, à peu de chose près, progressive, de l'épiderme interne de la galle à l'épiderme externe; au même niveau passent les éléments conducteurs.

Les cellules de l'épiderme externe de la région gallaire s'allongent nettement et deviennent très rectangulaires; à l'opposé les cellules épidermiques internes ne montrent guère de changements jusqu'au moment où elles participent au tissu nourricier; elles se cloisonnent alors, deviennent beaucoup plus petites - du même ordre de grandeur que les autres cellules nourricières - et s'enrichissent en cytoplasme. Aucune d'entre elles ne renferme de tanin. La cuticule qui recouvre toutes ces cellules montre toujours une surface irrégulière et d'apparence striée.

Il reste à signaler l'hypertrophie particulièrement intense qui se produit dans bon nombre de cas pour des cellules épidermiques de l'extrémité de la feuille. Ces cellules atteignent des proportions inaccoutumées et les poils qu'elles peuvent donner sont les plus larges de la cécidie.

En dehors de ces modifications histologiques la cécidie montre de nombreux poils tecteurs, disposés sans ordre, et provenant de l'allongement plus ou moins marqué d'une cellule de l'épiderme supérieur ou inférieur. Il est à noter que, dans la feuille normale, seul l'épiderme supérieur porte des poils. Leur paroi épaisse est striée et cette striation, régulière ou irrégulière, faisant saillie, forme des crêtes plus ou moins longues, qui en coupe transversale, leur donnent l'apparence d'être recouverts de courts piquants. Ces poils, de forme longuement conique, sont très souvent plus longs et d'un diamètre plus grand que ceux du limbe normal; dans quelques cas ils paraissent tordus sur eux-mêmes. A l'entrée de la cécidie ils sont souvent moins longs et moins larges, tout particulièrement ceux portés par l'épiderme inférieur de la feuille. Cependant ceci n'est pas absolu car parmi eux s'en trouvent d'aussi longs que ceux de la cavité gallaire; il n'y a pas de différences marquées entre les poils de l'épiderme inférieur et ceux de l'épiderme supérieur. Dans l'ensemble il y a hypertrophie à des degrés variables.

L'existence de poils sur l'épiderme externe gallaire qui correspond à l'épiderme inférieur de la feuille, est un phénomène

intéressant puisque cette face de la feuille n'en porte normalement pas. On peut se demander pourquoi seules quelques-unes de ces cellules épidermiques réagissent de cette manière en s'allongeant - signe d'une activité plus grande semble-t-il - alors que d'autres ne se modifient que plus faiblement. On pourrait en conclure à l'hétérogénéité des cellules de l'épiderme.

En définitive on retrouve donc, comme dans les cécidies précédentes, deux zones :

- au contact du parasite une zone à petites cellules .
- éloignée du parasite une seconde zone dont les cellules s'hypertrophient dans une direction centrifuge.

Bien entendu entre les deux zones s'observent des cellules de taille intermédiaire.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE .

a) le noyau et la mitose .

Dans le noyau de la feuille normale (PL.IV fig.5 a et b), en général de forme sphérique, la chromatine se présente sous l'aspect de granulations de petite taille ou chromocentres, reliés, au moins certains, par des tractus fins et irréguliers qui constituent un réseau très lâche; deux de ces chromocentres se rattachent au nucléole, entouré d'une faible auréole périnucléolaire. Le suc nucléaire se colore en rose et semble quelquefois structuré.

Dans la cécidie les noyaux du tissu nourricier (PL.IV fig. 6 a et b) sont, pour la plupart, plus gros que les noyaux normaux; ils se présentent nettement plus colorés car le réseau chromatique est plus visible, plus marqué; les chromocentres qui ne paraissent pas plus nombreux sont de plus grande taille; le nucléole a faiblement augmenté de volume sauf dans certains noyaux épidermiques qui présentent un nucléole volumineux; il est toujours accompagné des deux chromocentres habituels mais légèrement plus gros. En s'éloignant de cette région on constate parallèlement à l'augmentation de volume des cellules une hypertrophie nucléaire (PL.IV fig.7) d'autant plus intense que l'on se rapproche de l'épiderme externe de la cécidie, mais le degré d'hypertrophie atteint est très variable; parfois les noyaux ont à peine augmenté de volume (leurs dimensions sont multipliées par 1,5 environ), parfois les grandes cellules sous-jacentes à l'épiderme externe renferment des noyaux volumineux (PL.IV Fig. 8 a et b) pouvant atteindre 4 à 5 fois les dimensions des noyaux normaux; ces noyaux tendent même à s'inciser. L'hypertrophie nucléaire est alors très marquée. Cependant les noyaux hypertrophiés possèdent un nombre de chromocentres qui ne paraît pas avoir varié par rapport aux noyaux du tissu nourricier.

L'épiderme externe de la cécidie renferme des noyaux parfois très hypertrophiés; leur structure tend alors à se rapprocher de celle qui sera décrite ci-dessous pour les noyaux des poils tecteurs.

Les poils qui tapissent la cavité gallaire, lui en obturent le passage ou qui hérissent extérieurement la paroi de la cécidie, renferment de gros noyaux dont les dimensions atteignent quatre à six fois celles des noyaux des poils normaux.

Le noyau du poil normal (PL.IV Fig. 9) plus gros ou plus allongé que le noyau du mésophylle de la feuille présente la même structure avec cependant des travées chromatiques plus colorées et parfois plus épaisses. Dans les noyaux très gros, et aux contours parfois moins réguliers, des poils gallaires le suc nucléaire, toujours coloré en rose, renferme un nucléole hypertrophié, mais semble-t-il dans des proportions moindres que le noyau lui-même; à son contact se placent comme d'habitude deux chromocentres, mais volumineux; de plus une auréole périnucléolaire l'entoure qui reste généralement de faible importance. Le noyau présente enfin un ensemble de larges bandes chromatiques, colorées en rouge violacé, (PL. IV Fig. II) parfois pleines, massives, mais d'autres fois structurées et alors réticulées; ce réticulum est particulièrement net dans certaines d'entre elles; entre ces bandes réticulées ou non, s'observent des plages analogues mais plus pâles ou de simples tractus fins et sinueux. Les chromocentres placés contre les nucléoles présentent un aspect analogue. Ces bandes par leur formes en batonnets droits, en V plus ou moins ouverts, rappellent les formes chromosomiques; l'ensemble est d'une architecture curieuse, donnant l'apparence d'un noyau en cours de télophase, mais dans lequel les phénomènes de catéchomase n'auraient pu complètement s'achever. Le nombre de ces bandes, parfois supérieur à vingt, et leur largeur supérieure aux chromosomes normaux, permet d'émettre l'hypothèse d'une polyploidie. Le nombre diploïde normal est $2n=12$. Il y aurait alors tétraploidie mais la largeur des bandes, bien supérieure à celles des chromosomes, permet de penser à un degré encore plus élevé de polyploidie.

Certains poils renferment des noyaux qui, au contraire des précédents, sont peu pourvus en bandes chromatiques; mais dans lesquels un réseau est devenu plus apparent (PL.IV Fig. IOa et b); ils sont moins chromatiques et certains paraissent en voie d'altération.

On signalera en terminant qu'à l'entrée de la cécidie, sur l'épiderme externe, les premiers poils renferment des noyaux de dimensions voisines de la normale, les suivants des noyaux plus gros, en relation avec les dimensions des poils eux-mêmes. Enfin il est remarquable que seul le noyau de ces poils tecteurs présente le maximum de transformations et s'éloigne plus que les autres noyaux du type normal; encore une fois ces cellules pilifères sont intéressantes.

Les figures de mitose observées (PL.IV Fig. I2 A.T.PT.) se situent pour la plupart dans la région interne de la cécidie ou à son voisinage; on en rencontre aussi au niveau des éléments conducteurs qui traversent le limbe à peu près à mi-hauteur. Ces figures de mitose sont toutes régulières et complètes: on peut observer des prophases, des métaphases, des anaphases et des télophases. Le fuseau est présent et nettement visible. Le mécanisme de la mitose est donc normal, les noyaux résultant de ces mitoses sont analogues aux noyaux normaux.

En résumé les noyaux du tissu nourricier montrent un enrichissement en chromatine que ne peut expliquer aucune figure de mitose anormale. Cette augmentation de chromatine est donc propre au noyau quiescent, se fait à l'intérieur de celui-ci; nous dirons qu'il y a synthèse intranucléaire directe de chromatine. Dans les noyaux les plus gros le nombre de chromocentres ne paraît pas avoir augmenté et il semble normal d'attribuer cette hypertrophie progressive à une augmentation du suc nucléaire. La synthèse intranucléaire directe de chromatine est tout particulièrement intense dans les noyaux des poils où peut-être a lieu aussi un remaniement de la structure (ce qui impliquerait alors une synthèse intranucléaire indirecte de chromatine).

L'action du parasite porte donc sur la cellule et la chromatine du noyau. On remarque cependant que l'hypertrophie nucléaire reste nettement inférieure à l'hypertrophie cellulaire : les cellules augmentent de volume proportionnellement beaucoup plus que les noyaux; le RNP reste faible, en particulier dans les cellules très hypertrophiées.

b) le cytoplasme

Comme on peut le penser ce sont les petites cellules du tissu nourricier qui renferment un abondant cytoplasme; par contre les autres cellules sont pauvres en matière vivante car le système vacuolaire augmente de volume et occupe la plus grande partie de l'espace cellulaire. Le cytoplasme des poils est surtout pariétal.

c) le chondriome

Le chondriome gallaire est plus abondant dans les cellules du tissu nourricier que dans les cellules plus grandes situées au-delà; néanmoins il se présente sous la même forme : mitochondries peu nombreuses par rapport aux chondriocontes, ceux-ci plus ou moins longs et fins, incurvés ou droits. Les mitochondries s'associent en chapelets et prennent l'allure de chondriomites. Les plastes existent en général dans toutes les cellules mais sont beaucoup plus volumineux dans les cellules fortement hypertrophiées que dans les cellules nourricières.

Le chondriome normal, riche en plastes, montre des mitochondries et des chondriocontes, ces derniers généralement courts. Il y a donc peu de différences entre le chondriome de la feuille et celui de la cécidie, ce dernier étant surtout caractérisé par une plus grande abondance d'éléments et un plus grand nombre de chondriocontes.

Dans les poils de la cavité gallaire, le chondriome est particulièrement abondant, mais les formes filamenteuses ont presque disparu faisant place à des éléments granuleux et surtout à des batonnets courts et épais. On ne voit pas de plastes. Le chondriome rappelle, à l'abondance près, celui des poils normaux de la feuille.

5° LE PARASITE

Dans le parasite l'on retrouve des noyaux de taille différente, les uns très petits, d'autres de grandeur moyenne et enfin de très gros; sans compter les noyaux des glandes salivaires avec leur appareil chromatique si particulier .

Les petits et moyens noyaux, bien colorés, sont assez riches en chromatine; celle-ci se présente sous forme de plages allongées, réticulées et frangées sur les bords, enserrant en leur milieu un nucléole encore gros par rapport au noyau. Les plus gros noyaux, égalant trois ou quatre fois les autres, ont une structure plus régulière, se rapprochant nettement du réseau classique, avec des plages plus intensément colorées.

6° APERCU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE

La feuille s'enroule par suite de l'inégalité de surface créée entre les deux côtés du limbe gallaire; le côté fortement hypertrophié, devenu plus grand, constitue la face convexe de la galle; le côté aux petites cellules, en constitue la face concave limitant la cavité gallaire .

La structure de cette cécidie rappelle la structure des cécidies d'Acaréens ou d'Hémiptères. On peut donc prendre comme point de départ les hypothèses faites pour les Acarocécidies et les Hémiptéroécidies et en particulier l'existence d'une substance agissante émise par les parasites.

La formation de cette cécidie implique au début une hyperplasie généralisée des parenchymes foliaires mais, puisqu'il y a diffusion de la substance cécidogène, à la concentration la plus forte (donc au voisinage du parasite) aura lieu une forte hyperplasie, à la concentration voisine inférieure (soit dans une zone plus lointaine) faible hyperplasie . Les cellules se multiplient par voie normale puisque nous n'avons jamais observé de figures de mitose atypiques . Par la suite et selon les processus indiqués antérieurement la concentration diminue d'abord dans la région la plus externe du limbe gallaire; mais alors, dans cette région, se manifeste la synthèse intranucléaire directe de chromatine : elle a donc lieu à des concentrations inférieures aux concentrations hyperplasiantes et supérieures aux concentrations hypertrophiantes, disons à des concentrations intermédiaires; en avant se poursuivent les multiplications cellulaires . Plus tard, pour les mêmes raisons, la concentration s'affaiblit encore dans la région la plus externe, mais baisse aussi dans la région moyenne ; il se produit dans celle-ci une synthèse intranucléaire de chromatine et dans celle-là une hypertrophie cellulaire et nucléaire (cette dernière due à une augmentation du suc nucléaire s'ajoute à la synthèse intranucléaire de chromatine); cependant les multiplications se maintiennent encore assez longtemps à proximité du parasite car la substance émise reste dans la zone de concentrations hyperplasiantes. La synthèse intranucléaire de chromatine de l'extérieur gagne donc la région moyenne et se poursuit progressivement jusqu'au tissu nourricier, où cessent alors les divisions; en arrière se manifestent l'hypertrophie des cellules et des

noyaux (par augmentation du suc nucléaire).

En résumé à fortes concentrations se produit l'hyperplasie cellulaire, à des concentrations intermédiaires la synthèse intranucléaire directe de chromatine et à de plus faibles concentrations les derniers phénomènes hypertrophiants constatés. Ces variations de concentrations, dont on observe les effets dans le temps et dans l'espace, correspondent à un gradient de concentrations qui est à la base de l'action cécidogène .

II.- DIPTEROCECIDIE de PERRISIA URTICAE Perris sur URTICA DIOICA L.

C'est sur l'Ortie dioïque (*Urtica dioica* L. *Urtica*-*cées*) qu'a été recueillie cette cécidie provoquée par un autre *Perrisia* : *P. urticae* Perris.

I° RECHERCHES ANTERIEURES .

La cécidie de *Perrisia urticae* a été depuis les travaux de Perris (1840) sur son agent vecteur (qui lui fût dédié par la suite) étudiée par de nombreux auteurs . On en trouvera la liste dans le traité de Houard ; dans l'ensemble ces travaux sont descriptifs ou anatomiques . Nous citerons cependant le travail tout récent de J. Meyer dans lequel on trouvera une courte bibliographie et d'intéressantes descriptions de la cécidie; mais l'auteur s'est surtout intéressé au développement de la galle, à l'évolution pathologique et à la ségrégation précoce des cellules cystolithiques qu'elle renferme. En somme les travaux indiqués laissent de côté la cytologie de la galle .

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique :

Les feuilles de l' Ortie attaquée sont parsemées de boursouflures à peu près globuleuses, isolées ou groupées, d'un violet plus ou moins sombre et peu agréable à l'oeil, qui sont les cécidies ; leurs dimensions oscillent en général entre 2 et 3 mm mais peuvent être plus élevées; elles se développent principalement du côté inférieur du limbe mais sont quelquefois très apparentes à sa face supérieure; c'est sur cette face que s'ouvre l'ostiole. Ces cécidies siègent surtout dans la partie proximale de la feuille soit en bordure soit dans le limbe .

b) en coupe

La coupe transversale montre que chaque cécidie ne renferme qu'une seule cavité, où se loge un seul parasite et qui s'ouvre à la face supérieure de la feuille par une ostiole étroite et parfois très allongée. La paroi gallaire, fortement épaissie par rapport au limbe normal, est de largeur inégale par suite de la surface irrégulière de la cécidie; de place en place s'observent des poils sécréteurs et tecteurs.

L'ensemble se situe principalement au-dessous de la feuille .

2° ETUDE ANATOMIQUE

a) de la feuille normale .

Le limbe normal (PL.IV Fig. 15) de faible épaisseur, nettement plus mince que la paroi gallaire , montre la structure classique d'une feuille avec un parenchyme palissadique - ici d'une seule assise de cellules - et un parenchyme lacuneux aux cellules arrondies . L'épiderme supérieur est remarquable par les dimensions de ses cellules qui égalent souvent en hauteur et en largeur deux fois celles de l'épiderme inférieur ; on remarque enfin la présence de poils tecteurs et sécréteurs (PL.IV Fig. 15 et 17) et dans l'épiderme supérieur celle de cystolithes.

b) étude de la cécidie .

Les parenchymes foliaires, au voisinage de la cécidie, se modifient profondément et deviennent homogènes; le nombre d'assises augmente et les cellules à peu près égales sont de forme arrondie ; mais très tôt s'ensuivent des phénomènes d'hypertrophie et d'hyperplasie accompagnés d'une nouvelle différenciation des cellules.

C'est ainsi qu'au contact du parasite (PL.IV Fig. 14) se constitue un tissu assez large, de dix ou quinze assises, formé de cellules hypertrophiées, deux à trois fois plus grandes que les cellules normales correspondantes. Ces cellules aux contours arrondis par suite de la présence de méats, riches en cytoplasme, sont le siège de nombreuses divisions . L'assise limitante correspond à l'épiderme de la cavité gallaire . A cette formation on donnera le nom de tissu nourricier pour les mêmes raisons que précédemment.

Au-delà du tissu nourricier, c'est-à-dire vers l'extérieur, se place une zone de cellules qui s'hypertrophient progressivement; de contour plus ou moins régulier, elles atteignent par leurs dimensions six à dix fois celles des cellules normales correspondantes . L'hypertrophie, ici extrêmement intense, est d'autant plus importante que les cellules se rapprochent de l'épiderme externe de la cécidie .

Entre ces deux régions, au contact du tissu nourricier, se placent les éléments conducteurs néo-formés, différenciés sur place . Les vaisseaux, plutôt courts, sont du type rayé.

L'épiderme externe de la partie inférieure de la cécidie, qui continue l'épiderme inférieur de la feuille, montre des cellules, en général, légèrement plus hautes et surtout plus allongées que les cellules témoins; à côté en existent d'autres plus petites et qui se rapprochent davantage de la normale. Quant à l'épiderme supérieur de la feuille qui recouvre extérieurement une faible partie de la cécidie ses cellules ont gardé la même forme mais se sont hypertrophiées, pouvant doubler leur hauteur et leur largeur.

En résumé on retrouve comme dans les cécidies précédentes deux zones: la plus interne, voisine du parasite, nourricière, aux cellules les plus petites de la cécidie, - la plus externe, éloignée du parasite, à cellules fortement hypertrophiées; entre les deux se placent les éléments conducteurs. Les poils, dérivés épidermiques appartiennent comme les poils de la feuille normale à trois types différents ; on distingue :

a) des poils tecteurs unicellulaires, aigus, à membrane assez épaisse, de forme conique, s'évasant à leur base; ils sont légèrement hypertrophiés (PL.IV Fig. 18) (comparer les figures 17 et 18).

b) des poils sécréteurs de petite taille constitués par un court pédicelle surmonté d'une tête de quatre cellules, légèrement hypertrophiés.

c) des poils sécréteurs énormes : ce sont les poils urticants (PL.IV fig. 16) de forme conique eux-aussi, unicellulaires, mais beaucoup plus longs et terminés par une boule. Leur base s'enchasse dans un " écrin " ou un " réceptacle " de cellules formant support ou socle. Ces poils sont fortement hypertrophiés; en effet, leurs dimensions ont, dans l'ensemble, doublé, aussi bien pour la cellule urticante que pour les cellules du socle; en outre celles-ci se sont multipliées mais d'une façon limitée cependant. (comparer les figures 15 et 16).

3° ETUDE CYTOLOGIQUE .

a) le noyau et la mitose .

Les noyaux normaux, du type semi-réticulé, sont de petite taille (PL.V fig. 1a et 6) et présentent en général un seul nucléole, entouré d'une faible auréole périnucléolaire. La chromatine est répartie sous forme de granulations ou de filaments plus ou moins épais, eux-mêmes réunis par un réseau très fin, incomplet, peu chromatique, se détachant plutôt en grisé sur le suc nucléaire pâle. Au contact du nucléole on remarque souvent un ou deux chromocentres, plus gros que les autres. Les noyaux les plus petits montrent un suc nucléaire plus coloré, tendant vers le rose.

Dans la cécidie les noyaux augmentent de volume de l'intérieur vers l'extérieur; dans le tissu nourricier ils atteignent en moyenne une fois et demie les dimensions des noyaux normaux (PL.V fig. 2 a et b) et parfois deux et demie à trois fois dans le parenchyme à grandes cellules de la région externe (PL.V fig. 3 a b c); ces derniers noyaux sont donc fortement hypertrophiés; à la limite des deux régions les noyaux ont des tailles intermédiaires.

Dans ces divers noyaux, au suc nucléaire plus rosé, on constate une accentuation du réseau devenu plus chromatique; les chromocentres, qui ne paraissent pas plus nombreux que dans les noyaux normaux sont plus gros. On ne voit toujours qu'un seul nucléole, plus grand cependant que le nucléole normal et les chromocentres nucléolaires, plus volumineux, sont toujours au nombre de deux. On constate donc dans ces noyaux une augmentation de la chromatine impliquant une

synthèse intranucléaire directe de celle-ci. Tous les noyaux présentent ce type de structure mais à la synthèse intranucléaire directe de chromatine s'ajoute une augmentation progressive du suc nucléaire qui expliquerait l'hypertrophie croissante des noyaux de l'intérieur vers l'extérieur de la cécidie .

D'autre part si l'augmentation du volume nucléaire est parallèle à celle des cellules (les noyaux les plus gros étant les plus éloignés du parasite) l'hypertrophie cellulaire est, en général, bien plus intense que l'hypertrophie nucléaire : il est facile de comparer pour s'en rendre compte, une cellule du tissu nourricier et une cellule du parenchyme hypertrophié externe; alors qu'en moyenne les dimensions cellulaires triplent les dimensions des noyaux doublent seulement .

L'épiderme général de la cécidie montre des noyaux aux dimensions légèrement supérieures aux noyaux correspondants, tandis que le noyau du poil urticant double au moins ses dimensions par rapport au noyau d'un poil urticant normal: l'hypertrophie est ici spectaculaire. Ce noyau normal (PL.V fig.4 a b c) déjà volumineux quand on le compare au noyau du mésophylle, de contour irrégulier, découpé par les lobes, occupe deux ou trois coupes successives; son nucléole est de grande taille et les chromocentres, nombreux, de taille et de forme diverses, sont en nombre élevé; les plus gros se situent contre le nucléole et ont des formes particulières; on en compte deux ou trois . Dans le poil urticant gallaire le noyau (PL.V fig. 5a b c d) occupe trois ou quatre coupes successives. Son contour, évidemment irrégulier, est découpé d'incisures profondes. Les chromocentres augmentent en nombre d'une façon considérable; en même temps beaucoup s'épaississent et le maximum de taille est atteint par ceux qui entourent le nucléole. Celui-ci, fortement hypertrophié, montre, tout autour de lui, de 5 à 8 chromocentres volumineux, aux contours irréguliers eux-aussi, en forme de V, de virgule, allongés, présentant parfois un étranglement en leur milieu, à moins qu'il ne s'agisse du point d'attache de deux chromocentres voisins . Il paraît normal d'affirmer ici la polyphéidie du noyau du poil urticant et puisqu'il y a de 5 à 8 chromocentres, c'est-à-dire 3 à 4 fois plus que le nombre normal, il est permis de supposer que le noyau est hexa ou octoploïde ($2n \times 3 = 6n$ ou $2n \times 4 = 8n$).

Les noyaux des cellules du socle montrent également une hypertrophie marquée et doublent approximativement leurs dimensions par rapport aux noyaux normaux . Les chromocentres, plus nombreux aussi, sont, dans l'ensemble, plus marqués . Leur hypertrophie paraît en général plus élevée que celle des noyaux épidermiques voisins .

Les poils sécréteurs de petite taille et les poils tecteurs ne montrent, en dehors d'une hypertrophie limitée, aucun changement profond; quant aux cystolithes, dans la partie épidermique de la cécidie, qui correspond à l'épiderme supérieur de la feuille, ils sont plutôt rares. Nous renvoyons au travail de Meyer à leur sujet.

Il reste à voir comment se déroulent les processus

mitotiques: ils sont normaux et aucune déviation du mécanisme mitotique n'a pu être décelée. Toutes les figures classiques (PL.V fig. 6 a b c d e) de la mitose ont été observées ainsi que le fuseau mais seulement dans le tissu nourricier; ces figures de division aboutissent à des noyaux de taille et de structure analogue aux noyaux normaux. Ce n'est que par la suite, quand ces cellules cessent de se diviser, que se font sentir les effets hypertrophiants sur la chromatine et le suc nucléaire du noyau. D'ailleurs le parenchyme externe à grandes cellules ne montre, après l'hyperplasie du début, aucun aspect de division; à son niveau se produisent seulement des phénomènes hypertrophiants.

En résumé comme on l'a vu pour bien d'autres cécidies, tous les noyaux subissent une action hypertrophiante, faible au voisinage de l'agent cécidogène, plus accentuée à une certaine distance; il y a synthèse intranucléaire directe de chromatine - tout particulièrement au niveau des poils urticants - accompagnée d'une augmentation plus ou moins forte du volume du suc nucléaire. L'hypertrophie cellulaire qui suit l'hyperplasie cellulaire atteint également son maximum à une certaine distance du parasite tandis qu'au voisinage de ce dernier se continuent plus longtemps les divisions cellulaires.

b) le cytoplasme

Comme dans la première diptéroécidie ce sont les cellules du tissu nourricier qui montrent un cytoplasme dense, abondant, parsemé de petites vacuoles; les cellules fortement hypertrophiées de la partie externe de la paroi, apparaissent beaucoup plus claires par suite de la présence d'un cytoplasme pariétal creusé de grandes vacuoles peu nombreuses.

c) le chondriome

Le chondriome des cellules de la feuille normale se présente sous la forme de mitochondries accompagnées, dans le mésophylle, de plastes volumineux, plus nombreux dans le parenchyme palissadique que dans le parenchyme lacuneux et renfermant plusieurs grains d'amidon.

Le chondriome gallaire est aussi constitué de mitochondries mais plus nombreuses dans les cellules du tissu nourricier que dans les autres cellules de la cécidie. Les plastes sont moins nombreux et moins volumineux que dans le mésophylle de la feuille normale; les cellules nourricières n'en renferment pas.

Les poils sécréteurs et tecteurs pris sur la feuille au voisinage de la cécidie montrent un chondriome également granuleux; on retrouve le même aspect dans les poils correspondants gallaires.

En résumé le chondriome ne montre que peu de changement: moins de plastes, davantage de chondriosomes dans les cellules riches en matière vivante.

4° LE PARASITE

Les noyaux du parasite apparaissent en général très chromatiques. Ils sont du type réticulé avec des chromocentres très apparents, nombreux, réguliers, et se partagent en deux catégories suivant leur taille. A côté s'observent les noyaux des glandes salivaires.

5° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE

La cécidie étudiée est une cécidie presque entièrement close. Au cours du développement de la larve se produisent les phénomènes habituels de multiplication cellulaire et d'hypertrophie cellulaire et nucléaire, qui finissent par envelopper le parasite. Nous admettons que celui-ci agit par l'intermédiaire d'une substance qui construit la galle suivant les processus indiqués dans la galle de *Perrisia affinis*.

III.- DIPTEROCECIDIE de PERRISIA LYCHNIDIS Heyden sur LYCHNIS DIOICA DC.

L'étude de cette cécidie sera très imparfaite par suite du trop faible nombre d'échantillons recueillis; on se bornera à quelques observations intéressantes et méritant d'être signalées. L'étude de la galle précédente a montré une curieuse structure du noyau hypertrophié des poils tecteurs gallaires. On retrouvera un phénomène analogue dans cette cécidie provoquée par *Perrisia lychnidis* Heyden sur *Lychnis dioica* DC. Peu de travaux ont été effectués sur elle et sont d'ailleurs d'ordre anatomique ou descriptif.

1° DESCRIPTION DE LA CECIDIE

Cette acrocécidie groupe autour du bourgeon terminal de la tige les dernières feuilles en un amas triangulaire gonflé à la base et pointu au sommet. Elle est constituée par un certain nombre de feuilles dressées, rapprochées par suite d'un arrêt de la croissance intercalaire, appliquées étroitement les unes contre les autres, les plus extérieures étant pourvues d'une pilosité assez abondante leur conférant une teinte blanchâtre.

La coupe longitudinale montre des sections de feuilles placées de part et d'autre d'un massif cellulaire en voie de prolifération qui correspond au méristème terminal. C'est entre ces feuilles que les insectes poursuivent leur développement.

2° ETUDE ANATOMIQUE

La structure anatomique de ces feuilles montre que la différenciation entre parenchyme lacuneux et parenchyme palissadique est peu accentuée ou inexistante; le mésophylle est alors homogène. On notera cependant quelques légères différences entre elles: épaisseur variable, feuilles les plus externes aux cellules de dimensions plus grandes que les feuilles plus internes, etc. Au centre se place le massif méristématique entouré d'ébauches foliaires.

3° ETUDE CYTOLOGIQUE .

Le noyau normal, au contour arrondi, est du type réticulé, avec des plages plus intensément colorées à la périphérie; par places il apparaît comme formé de filaments zigzagants. Le suc nucléaire paraît peu coloré; il semble enfin qu'un ou deux chromocentres seulement soient fixés sur le nucléole, le plus souvent unique et entouré d'une auréole périnucléolaire.

Du côté des jeunes parasites les cellules sont toutes de même grandeur, les divisions nombreuses et normales et les noyaux analogues aux noyaux normaux. Par contre, dans les feuilles les plus externes, entre lesquelles s'aperçoivent des parasites à un degré avancé de développement, il y a hypertrophie des cellules et des noyaux; les noyaux les plus hypertrophiés paraissent bien n'occuper que la face externe de la feuille modifiée et leur structure tend vers celle des noyaux des poils que portent les feuilles les plus extérieures; les mitoses ont alors disparu.

On constate donc que les mitoses persistent au voisinage des jeunes parasites et qu'elles aboutissent par les mécanismes habituels à des noyaux semblables aux noyaux normaux. L'hypertrophie nucléaire due à la synthèse intranucléaire de chromatine et à l'augmentation du suc nucléaire ne se fait sentir que plus tard, (parasites plus âgés) et tout particulièrement dans les noyaux les plus éloignés de ces derniers; à ce moment les mitoses sont arrêtées.

On distingue deux catégories de poils dans le feutrage que portent les feuilles les plus extérieures:

- tout d'abord des poils qui, formés de cellules superposées, la dernière terminée en pointe, sont du type tecteur : ils renferment souvent dans leurs cellules de gros noyaux fortement hypertrophiés, atteignant des dimensions remarquables. Leur contour généralement allongé, moins régulier, devient incisé, lobé. Le suc nucléaire reste clair et le nucléole unique ou les deux nucléoles, égaux ou un peu plus gros que les nucléoles normaux, paraissent dépourvus d'auréole périnucléolaire. La chromatine se présente sous forme de bandes ou de plages chromatiques, irrégulières et relativement larges, d'un rouge intense, d'aspect réticulé, aux mailles assez épaisses (PL.V fig. 7 a); elles se relient entre elles par des zones d'une teinte plus claire ou d'une texture plus légère et par des tractus. D'autres noyaux (PL.V fig. 7 b) montrent un réseau, dans l'ensemble plus net mais sur lequel se détachent toujours ces plages réticulées. La chromatine plus abondante de ces noyaux est due à une synthèse intranucléaire de cette substance . Les gros noyaux des feuilles extérieures sont voisins de ce type.

- les poils de la seconde catégorie montrent un pied pluricellulaire, aux cellules plutôt courtes et massives, et une tête terminale unicellulaire arrondie, riche en cytoplasme et bien colorée au vert lumière . Il s'agit d'un poil sécréteur . Le noyau de la cellule terminale moins gros que le noyau des cellules du poil tecteur est cependant hypertrophié par rapport au noyau normal; ses dimensions sont en moyenne une fois et demie plus grandes. Sa structure se rapproche du

noyau normal mais des plages chromatiques se dessinent à sa périphérie tandis que le centre est parcouru par un réseau léger et clair; d'autres fois il paraît se placer comme un intermédiaire entre le noyau normal et celui fortement hypertrophié du poil extérieur; cependant, en général, il se rapproche du noyau normal.

Les feuilles les plus externes sont en général plus pauvres en cytoplasme que les feuilles internes; par contre elle renferment des plastes plus gros, ayant atteint leur taille normale.

Ces quelques observations montrent comme toujours que l'hyperplasie se manifeste la première et qu'elle est suivie de l'hypertrophie cellulaire et nucléaire, celle-ci par synthèse intranucléaire de chromatine et augmentation du suc nucléaire. C'est au moment où les divisions cellulaires commencent à décroître que se fait sentir l'effet hypertrophiant; les noyaux des poils sont particulièrement touchés.

4° LE PARASITE .

Les parasites les plus avancés dans leur développement sont, comme il a été dit, observé à la périphérie de la galle, les plus petits vers le centre. Cette disposition n'est cependant pas absolue. Les noyaux du parasite rappellent en beaucoup de points ceux décrits dans les exemples précédents; on y retrouve des noyaux de différentes grandeurs sans oublier ceux des cellules des glandes salivaires. La structure chromatique est analogue à celle des noyaux de *Perrisia affinis*, parasite de *Viola*.

IV. - DIPTEROCECIDIE de PERRISIA FRAXINI Kieff sur FRAXINUS

EXCELSIOR L.

La cécidie qui sera maintenant étudiée a été recueillie à un seul exemplaire dans la forêt de Montmorency (S. et O.) sur un *Fraxinus excelsior* L. (Oléacées); parasité par *Perrisia fraxini* Kieff.

I° RECHERCHES ANTERIEURES .

Dans le travail de Bezzi nous retrouvons pour cet insecte les noms successifs qu'il a portés, en même temps qu'une bibliographie antérieure à 1889. La galle de *Perrisia fraxini* a été longuement étudiée par Houard dans sa thèse (1903). Il en décrit la formation au niveau du pétiole dans les termes suivants: " au printemps la jeune larve de *Perrisia*, arrêtée à la face supérieure du pétiole entre les deux courtes ailes latérales, amène une hyperplasie considérable de ces deux ailes. La profondeur du sillon que ces deux ailes délimitent entre elles devient quatre ou cinq fois plus grande, de même que l'épaisseur de ces ailes passe de 0,16 mm à 1,16 mm. Cette énorme hyperplasie oblige les deux ailes pétiolaires à se rapprocher et à s'imbriquer étroitement, mais sans se souder, sur une longueur un peu supérieure à celle de la larve, environ 10 à 12 mm. Une cavité larvaire close est ainsi constituée ". Il note des phénomènes

d'hyperplasie et d'hypertrophie cellulaire, particulièrement au niveau des ailes pétiolaires, mais aucune observation n'est faite sur le noyau et la mitose. Les galles pétiolaires sont rares et plus souvent se rencontrent des galles situées au niveau de la nervure médiane du limbe.

Küster (1911) note les diverses formes qu'elle peut prendre selon qu'elle siège sur la feuille, au milieu du pétiole ou sur une des ailes latérales de celui-ci; il la décrit dans divers paragraphes de son livre mais laisse de côté le point de vue cytologique. Les renseignements que fournit Cotte (1912) sont du même type que ceux de Bezzi. Maresquelle la signale (1935) et indique que seules les parties du limbe les plus rapprochées de la nervure interviennent dans sa formation.

1° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique.

Cette cécidie, qui peut atteindre 2 cm de long, fait saillie à la face inférieure d'une foliole, le long de la nervure médiane, et prend extérieurement la forme d'une gousse; sa couleur d'abord verdâtre vire par la suite au rouge. En regardant la foliole par en-dessus s'aperçoit une ligne qui correspond à l'ouverture de la cécidie .

b) en coupe .

La coupe transversale (PL.V fig. 15) montre que la cécidie provient de l'enfoncement en gouttière de la nervure médiane - qui occupe maintenant la partie inférieure de la dépression - et du limbe immédiatement voisin. Au centre se situe la cavité gallaire étirée en forme de poire, placée verticalement par rapport à la foliole et presque fermée par suite du rapprochement très marqué des deux bords de la gouttière; cependant ceux-ci ménagent une fente, longue et étroite, qui s'évase en entonnoir vers le dessus de la foliole. Quelques poils se développent à cet endroit sur l'épiderme.

La paroi gallaire est très fortement épaissie par rapport au limbe normal de la feuille .

2° ETUDE ANATOMIQUE .

a) de la feuille normale .

La foliole normale présente la structure classique habituelle . Les deux épidermes, supérieur et inférieur, sont formés de petites cellules régulières, rectangulaires ou quadrangulaires, bombées souvent vers l'extérieur, et recouvertes d'une cuticule. Le mésophylle se partage entre les deux parenchymes palissadique et lacuneux. Le premier comprend une ou deux rangées de cellules palissadiques étroites, le second montre les cellules habituelles, aux contours arrondis, allongées, droites ou incurvées, séparées par des lacunes nombreuses et souvent importantes. On observe çà et là dans

tous les tissus des cellules tanifères.

b) étude de la cécidie.

C'est progressivement que l'on passe de la structure normale de la feuille à la structure gallaire. Il n'y a d'abord pas de modifications anatomiques, les parenchymes palissadique et lacuneux persistent sans changement, mais l'épaisseur de la foliole augmente du fait de l'hypertrophie des cellules. Puis le limbe gallaire se déprime et s'épaissit fortement à la suite d'une hyperplasie cellulaire intense accompagnée d'hypertrophie; la distinction entre parenchyme palissadique et parenchyme lacuneux disparaît. Le mésophylle devenu homogène montre cependant deux zones, mal séparées d'ailleurs: du côté de l'épiderme interne de la cécidie - qui correspond à l'épiderme supérieur de la foliole - les cellules, nettement superposées, sont agencées en files sensiblement parallèles entre elles, tandis qu'au delà, jusqu'à l'épiderme externe de la cécidie, leurs contours devenant arrondis, elles montrent un certain désordre. Cette structure se retrouvera en gros dans la paroi de la cavité gallaire sauf au niveau du faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane qui, à part les phénomènes classiques d'hyperplasie et d'hypertrophie, ne montre que peu de changements; dans cette paroi gallaire ainsi constituée vont, au voisinage de la cavité parasitaire, se différencier divers tissus qui conféreront un aspect très particulier à la cécidie et seront maintenant décrits.

La cavité gallaire (PL.VI fig.I) est limitée par l'épiderme supérieur de la foliole repliée en creux à ce niveau; ses cellules faiblement cutinisées sont très hypertrophiées et leur bombement vers l'extérieur s'accroît surtout dans la région voisine de la fente d'ouverture. L'épiderme borde, comme il a été dit, une région aux cellules superposées, agencées en files plus ou moins parallèles, plutôt aplaties, mais toujours de grande taille par rapport aux cellules normales dont elles dérivent; leurs membranes sont fines et il y a peu de méats. Ce tissu entoure incomplètement la cavité gallaire puisque celle-ci n'est pas entièrement close; il comprend trois ou quatre assises, parfois plus, de cellules riches en cytoplasme qui, avec l'épiderme de la cavité gallaire, constituent le tissu nourricier. Celui-ci est, à son tour, enveloppé par une gaine de cellules lignifiées vivantes aux parois épaisses et perforées de ponctuations; ces éléments courts, massifs - dont les épaississements concentriques indiquant le mode de formation de la paroi sont très visibles - constituent surtout une enveloppe protectrice; cette enveloppe entoure elle-aussi, presque complètement la cavité gallaire, mais chose curieuse, se prolonge dans l'épiderme même de la fente d'ouverture par un certain nombre de cellules lignifiées qui présentent soit en coupe, soit de face, les mêmes ponctuations (PL.VI fig.2). La gaine est presque entièrement fermée.

Au delà de cette première zone lignifiée, toujours dans les éléments agencés en file, se situe un parenchyme banal, de 5 à 10 assises environ, aux cellules avec méats, qui fait le passage vers une nouvelle gaine lignifiée, analogue à la précédente mais formant, en coupe, un U ouvert dont les branches se continuent parallèlement à la fente d'ouverture, à une certaine distance de celle-ci. Cette gaine est beaucoup plus large que la précédente composée

seulement de deux ou trois rangées de cellules; ses éléments constitutifs, courts et épaissis, perforés de ponctuations, rappellent ceux de la première gaine et sont en relation avec les éléments lignifiés du faisceau libéro-ligneux médian et des autres faisceaux de la foliole. Cet ensemble de tissus néoformés qui comprend en particulier le tissu nourricier et les gaines lignifiées constitue le tissu gallaire proprement dit et peut être désigné sous le terme de loge gallaire, en précisant loge ouverte.

Après le tissu gallaire proprement dit vient enfin un parenchyme banal, formé, comme on l'a dit plus haut, de cellules plus grandes aux contours arrondis, moins bien agencées en file, ou même disposées sans ordre apparent; riche en méats il se termine à l'épiderme externe de la cécidie dont les cellules régulières, souvent quadrangulaires, sont plus faiblement hypertrophiées que les cellules épidermiques opposées tapissant la cavité parasitaire.

Il n'y a rien de particulier à signaler pour le reste de la cécidie, c'est-à-dire pour les tissus de soutien et le faisceau libéro-ligneux du fond de la dépression, sauf que les deux gaines lignifiées signalées tout à l'heure viennent se rattacher à ce dernier d'une manière irrégulière, assurant ainsi la continuité entre ces divers éléments et permettant l'irrigation abondante des diverses cellules gallaires.

On a déjà vu que la fente d'ouverture est bordée, du côté de la cavité gallaire par des cellules épidermiques qui se lignifient; à ces cellules font suite des cellules épidermiques normales ou étirées en poil d'abord courts et massifs, plus allongés ensuite mais qui se cutinisent fortement. La double coloration au carmin-vert d'iode et la coloration au rouge soudan seul, permettent de séparer les deux types de cellules. La surface de ces poils est hérissée de crêtes longitudinales séparant des vallécules plus ou moins profondes, qui leur donnent un aspect très curieux, tout particulièrement à l'entrée de la galle. Les cellules ou les poils des deux bords très rapprochés de la fente, se mêlent et forment un reu-trage qui obstrue cette ouverture et clôt presque entièrement la cécidie. Vers l'extérieur, dans la partie évasée, les cellules deviennent progressivement plus petites pour se rapprocher enfin de la normale.

Cette cécidie est donc fort curieuse; cependant sa structure primitive est simple et rappelle celle des cécidies précédentes: au voisinage du parasite se place une zone de cellules régulières, où l'hyperplasie atteint son maximum; au-delà se situent les cellules plus grandes et de plus, disposées sans ordre bien apparent. Cependant des différences importantes viennent marquer cette cécidie: tout d'abord les cellules hypertrophiées de la zone externe sont moins volumineuses que dans les exemples précédents; ensuite les cellules du tissu nourricier - et d'une façon générale de la zone interne de la paroi - arrangées en files à peu près parallèles entre elles, divergent à partir de la cavité gallaire; enfin se précise la loge gallaire: ensemble du tissu nourricier et des deux gaines lignifiées, qui enveloppe le parasite; la présence de ces gaines particularise le tissu nourricier existant déjà dans les Diptéroécidies

précédentes. Il faut bien noter ici que cette cécidie reste ouverte pendant tout le développement de la larve et que la cavité gallaire est bordée par un épiderme en discordance avec le reste du tissu nourricier.

La cécidie ne renferme du tanin, en faibles quantités, que dans les cellules épidermiques externes, voisines du limbe normal.

3° ETUDE CYTOLOGIQUE .

a) le noyau et la mitose.

Le noyau quiescent normal (PL.V fig 8) est de petite taille, globuleux et montre dans un suc nucléaire rosé, un tout petit nucléole accompagné d'un ou deux chromocentres granuleux. La chromatine y apparaît comme de longs filaments sinueux, méandri-formés, qui s'épaississent, parfois sur un court trajet, et s'entrecroisent, formant ainsi une sorte de réseau porteur de quelques chromocentres granuleux . Ces noyaux sont du type semi-réticulé.

- Dans le tissu gallaire, quelle que soit la région envisagée, on observe une hypertrophie, faible ou marquée suivant le cas, mais générale, des noyaux.

Quand les noyaux sont faiblement hypertrophiés leur structure rappelle la structure normale : c'est le cas pour ceux des cellules occupant l'entrée de la cécidie, des cellules situées entre la gaine lignifiée externe et l'épiderme externe de la cécidie et des cellules de la gaine externe (PL.V fig.10). Quand le noyau s'hypertrophie les éléments filamenteux chromatiques sont plus nombreux, gardent toujours leur allure sinueuse et contournée et le nucléole tend aussi à augmenter de volume . On observe ce type de noyau dans le parenchyme intermédiaire (PL.V fig.11) et dans la gaine interne (PL.V fig.9). Enfin les noyaux atteignent leur maximum de taille dans le tissu nourricier (PL.V fig.12 a b c), soit deux fois à deux fois et demie les dimensions du noyau normal. On y retrouve un nucléole, toujours arrondi, mais volumineux, entouré d'un ou deux chromocentres, eux-aussi toujours granuleux, mais plus gros; ce nucléole est souvent rosé au centre et verdâtre à la périphérie . La chromatine s'y présente encore sous forme de filaments sinueux, parfois plus longs, peut-être plus épais, en tout cas plus nombreux; le noyau dans l'ensemble est plus clair que le noyau normal et présente un peu l'apparence d'un début de prophase. L'hypertrophie des noyaux est d'autant plus marquée, dans le tissu nourricier, qu'on se rapproche de la cavité gallaire: les plus volumineux d'entre eux et les plus riches en chromatine sont, en général, les noyaux épidermiques bordant cette cavité (PL.V fig.13 et 14) eux-mêmes d'autant plus gros qu'ils sont plus près du parasite (comparer les fig.13 et 14) . Le nucléole unique est toujours bordé par le même nombre de chromocentres. Certains de ces noyaux épidermiques présentent des contours lobés et paraissent même se déchromatiser. Cette hypertrophie entraîne une augmentation de la masse de chromatine, plus marquée au niveau de l'épiderme nourricier, ce qui implique

une synthèse intranucléaire directe plus grande de cette substance, synthèse accompagnée d'une augmentation plus ou moins marquée du suc nucléaire .

Les poils ne renferment que des noyaux de taille normale ne présentant pas de modifications particulières.

- Les figures de mitose sont absentes dans cette cécidie adulte; comme un seul échantillon a été recueilli on n'a pu savoir si le déroulement de la mitose était normal ou pathologique. A première vue il ne semble pas qu'il y ait des anomalies car des positions de noyaux font penser à des télophases normales.

b) le cytoplasme

Le cytoplasme est surtout abondant dans les cellules du tissu nourricier, dans les éléments néo-formés des deux gaines lignifiées et dans le parenchyme intermédiaire. Ces cellules sont fortement colorées en vert - au vert lumière - ou en rose - par l'éosine - et les vacuoles qui apparaissent incolores sur ces teintes de fond sont très nombreuses et en général de faibles dimensions . Dans toutes les autres cellules de la cécidie on retrouve la structure classique de la cellule adulte: un cytoplasme réduit à une mince couche pariétale et une grande vacuole centrale.

c) le chondriome.

Les cellules normales de la foliole renferment de nombreux chloroplastes que l'on retrouve seulement dans les cellules périphériques de la cécidie, éparpillés le long des parois cellulaires dans le cytoplasme pariétal. En revanche le tissu nourricier, les gaines lignifiées et le parenchyme intermédiaire n'en renferment pas.

Il n'a pas été possible de faire des fixations au Regaud, par conséquent d'étudier les chondriosomes proprement dits. On aperçoit bien, après fixation au Nawashin et coloration à l'hématoxyline, des granulations situées dans le cytoplasme, espacées ou serrées, groupées par files de trois ou quatre et qui ressemblent à des mitochondries. Ces granulations sont très abondantes dans les cellules de la loge gallaire, peu nombreuses dans les cellules situées au-delà. On ne peut cependant affirmer qu'il s'agit bien de chondriosomes puisqu'il n'y a pas eu de fixation convenable.

4° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE .

Le développement de la larve, à la face supérieure de la foliole, provoque à son contact - car il n'y a pas pique - une multiplication cellulaire intense puis une hypertrophie cellulaire et nucléaire . L'ensemble de ces phénomènes, qui apparaissent dirigés tout autour et à partir du parasite - celui-ci formant centre et émettant une substance agissante hypothétique - provoque par l'inégalité de surface créée sur les deux côtés du limbe gallaire l'invagination au sein de laquelle sera logé le parasite . Par la suite se

différencieront au voisinage de celui-ci des tissus nouveaux : tissu nourricier et gaines lignifiées.

Il y a donc tout d'abord et comme toujours, au niveau du limbe gallaire hyperplasie générale suivie d'une hypertrophie d'ensemble des cellules de la cécidie; ces cellules augmentent de volume comme toujours, quoique ici plus faiblement, de la cavité gallaire vers l'extérieur cependant que l'hypertrophie nucléaire s'observe en sens inverse des cas précédents; c'est, en effet, dans les cellules du tissu nourricier placées au contact du parasite que s'observent les plus gros noyaux. Cette hypertrophie nucléaire, au voisinage du parasite, pose un problème nouveau.

Nous pouvons admettre qu'au début la cécidie se forme comme celle de *Perrisia affinis*, mais quand les phénomènes hyperplasiantes ont cessé apparaît alors la gaine externe, importante par son épaisseur et qui semble jouer ici un rôle en freinant le passage de la substance agissante : les cellules placées au-delà touchées par des concentrations trop faibles s'hypertrophient peu. Le parasite continue à émettre son stimulus mais qui est maintenant à concentration inférieure à la concentration hyperplasiant (puisque la concentration s'affaiblit au fur et à mesure qu'avance le développement) c'est-à-dire à concentration intermédiaire. Dans le cas de cette cécidie, il nous faut admettre que dans la zone de concentrations intermédiaires la synthèse intranucléaire de chromatine est d'autant plus forte que la concentration est plus élevée. C'est bien entendu au voisinage du parasite que se trouvent ces concentrations les plus élevées et qu'a lieu par conséquent la synthèse maximum de chromatine. Au-delà, par suite de la diffusion dans les cellules, la concentration s'affaiblit et la synthèse de chromatine est plus faible; ce qui correspond aux observations faites. Enfin la concentration de la substance émise par le parasite diminue encore : s'exerce, et tout d'abord sur les cellules touchant à la gaine lignifiée, un effet faiblement hypertrophiant.

En définitive la construction de cette galle rappelle celle des autres *Perrisia* mais d'une part la présence d'une gaine lignifiée importante, et d'autre part l'action variable des concentrations intermédiaires sur la synthèse intranucléaire de chromatine, lui donne une structure particulière. Il faut noter la disposition régulière des cellules dans la région interne de la paroi gallaire.

V.- DIPTEROCECIDIE de PUTONIELLA MARSUPIALIS F. LÖW sur PRUNUS SPINOSA L.

I° RECHERCHES ANTERIEURES.

Cette cécidie est citée dans un certain nombre d'ouvrages généraux. Küster la donne comme type de galle dans laquelle le mésophylle devenu homogène est constitué de cellules isodiamétriques. Pour Maresquelle (1935) elle rappelle la cécidie de *Perrisia fraxini*, mais ici, la gousse formée est le siège d'une croissance considérable en surface qui lui donne les caractères d'une galle en bourse.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE

a) aspect morphologique

L'agent vecteur de cette diptéroécidie est *Putoniella marsupialis* F. Löw qui provoque à la face inférieure de la feuille de *Prunus spinosa* L., au voisinage de la nervure médiane, l'apparition d'une sorte de sac, allongé parallèlement au limbe, de deux centimètres de longueur en moyenne; cette sorte de gousse, d'aspect charnu et de teinte rougeâtre mélangée de vert, s'ouvre à la face supérieure du limbe par une fente longitudinale; elle a été recueillie dans la région de Breuillet-St-Chéron (S. et O.)

b) en coupe

La coupe transversale passant au milieu de la cécidie montre que celle-ci provient du repliement en gouttière du limbe normal. Il se délimite ainsi une vaste cavité gallaire, elliptique ou circulaire, aux parois très épaisses, renfermant plusieurs parasites.

3° ETUDE ANATOMIQUE

a) le limbe normal

La galle étant d'origine foliaire on étudiera d'abord le limbe de la feuille normale. En coupe transversale celui-ci montre d'abord deux épidermes qui constituent à eux seuls, par suite des dimensions cellulaires, le tiers de sa hauteur; ils sont formés : l'épiderme supérieur par de grandes cellules à peu près quadrangulaires, à cuticule fine et aux dimensions variables, l'épiderme inférieur par des cellules plus allongées et plus plates, tout aussi inégales de dimensions que les cellules de l'épiderme opposé. Le parenchyme palissadique se limite à une assise - deux rarement - de cellules allongées perpendiculairement au limbe; certaines sont riches en tanin. Le parenchyme sous-jacent est formé de cellules arrondies ou allongées laissant entre elles des méats ou des lacunes de grandeur variables; c'est le parenchyme lacuneux constitué par deux ou trois assises cellulaires; on y observe aussi du tanin.

b) étude de la cécidie

La cécidie provient de la formation d'un sillon dans le limbe, sillon qui s'approfondit en gouttière; ses bords rapprochés laissent une ouverture fine et allongée tandis que la paroi s'accroît et s'épaissit, donnant à la galle sa forme et son aspect charnu.

Les modifications histologiques sont intéressantes. Au voisinage de l'ouverture de la cécidie, les parenchymes différenciés de la feuille (palissadique et lacuneux) s'effacent devant des cellules aux contours arrondis; en particulier les cellules palissadiques se partagent en deux suivant leur hauteur et donnent progressivement des cellules analogues à celles provenant du parenchyme lacuneux; toutes ces cellules gardent pendant un court trajet dans le limbe encore horizontal, à peu près les mêmes dimensions.

La paroi gallaire épaisse se partage ensuite entre une zone de grandes cellules externes et une zone aux cellules de petite taille, interne, qui parfois discontinue, se présente alors sous forme de plages réparties d'une manière irrégulières en bordure de la cavité gallaire. Ces quelques assises, internes, constituent le tissu nourricier.

Les cellules augmentent de volume au fur et à mesure qu'elles s'éloignent de la cavité gallaire et passent progressivement aux cellules de grande taille du parenchyme externe de la cécidie. Les assises qu'elles constituent peuvent atteindre la dizaine; il y a donc eu hyperplasie; celle-ci s'ajoute à l'hypertrophie cellulaire - qui commence dès les cellules du tissu nourricier - pour épaissir la paroi gallaire.

Il reste à étudier les épidermes gallaires, tous deux hyperplasiés; l'épiderme inférieur de la feuille, qui tapisse extérieurement la cécidie, est formé de cellules très allongées et parallèles au limbe, ne portant pas de poils tecteurs. Les cellules de l'épiderme supérieur de la feuille, interne ici, sont également rectangulaires et leur membrane libre est parfois aplatie, parfois assez fortement bombée; au niveau de l'ouverture de la cécidie ces cellules deviennent très grandes et prennent des formes particulières: membranes externes très bombées, papilles plus ou moins longues. On peut retrouver des aspects analogues dans la cavité gallaire mais moins nombreux. La cuticule reste normale.

On notera en terminant la présence d'éléments conducteurs dans le mésophylle, la grande richesse en tanin des cellules gallaires, à l'exception des petites cellules et pratiquement des cellules épidermiques externes.

En résumé cette galle ouverte montre la disparition des parenchymes palissadique et lacuneux et une structure analogue à celle déjà rencontrée dans les cécidies précédemment étudiées: zone à petites cellules au voisinage du parasite, zone à grandes cellules vers l'extérieur de la paroi; on passe, bien entendu, progressivement d'une zone à l'autre.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau et la mitose.

La structure et les dimensions des noyaux ont été étudiées dans des régions comparables du limbe normal et du limbe gallaire.

Après coloration au Feulgen le noyau normal, arrondi ou ovale, (PL.VI fig.4) de contour régulier, montre dans un suc nucléaire très rosé de petits chromocentres, de huit à dix environ, entre lesquels semble se dessiner un réseau très léger; le nucléole, généralement unique et de faible dimensions, est entouré d'une discrète auréole périnucléolaire.

Dans le limbe gallaire les noyaux, généralement

hypertrophiés, subissent des modifications plus ou moins profondes, suivant leur emplacement .

1° dans la zone à petites cellules (PL.VI fig.5) les noyaux situés au voisinage de la cavité gallaire sont nettement agrandis mais gardent encore leur forme régulière; les chromocentres sont légèrement plus gros que ceux des noyaux normaux et paraissent reliés par des tractus plus nombreux et surtout plus apparents. Le suc nucléaire est coloré en rose, tandis que le nucléole augmente également de volume .

2° Les noyaux des cellules plus éloignées de la cavité gallaire (PL.VI fig 6 et 7) s'hypertrophient davantage mais à des degrés variables; ils sont au maximum deux ou trois fois plus longs et deux fois environ plus larges que les noyaux normaux; leur nucléole devient volumineux et les chromocentres, dont le nombre reste sensiblement le même, sont reliés par des tractus mieux marqués. Ces noyaux, au contour moins régulier, sont parfois plus transparents car le suc nucléaire peut se décolorer.

3° Il n'a pas été vu de figures de mitose mais comme des aspects télophasiques ont été observés, on peut penser que le mécanisme mitotique est normal. Ces noyaux télophasiques sont de grandeur et de structure analogue aux noyaux normaux; de plus ils se localisent dans la zone à petites cellules.

4° L'absence de figures de mitoses anormales nous amène ici aussi à la notion de synthèse intranucléaire directe de chromatine. Les différences de volume montrées par les noyaux sont aussi imputables à une action secondaire hypertrophiante qui porte seulement sur un accroissement du suc nucléaire et dont l'effet est le plus accentué sur les noyaux les plus éloignés du parasite.

b) le cytoplasme.

Les petites cellules internes, celles des plages et les cellules épidermiques montrent un cytoplasme abondant, creusé de nombreuses vacuoles de petite taille, et dans lequel le noyau occupe la région centrale . Ces cellules forment, comme il a été dit, le tissu nourricier. Elles s'opposent nettement aux grandes cellules voisines de la paroi dans lesquelles le cytoplasme est réduit à une couche périphérique absorbant le noyau et le forçant parfois à prendre des formes lenticulaires. Les cellules papilleuses renferment aussi un cytoplasme abondant.

En résumé les aspects cytologiques de cette cécidie rappellent ceux de *Perrisia affinis* par ex. Il n' y a pas de mitoses anormales, mais une synthèse intranucléaire de la chromatine qui entraîne avec l'augmentation du suc nucléaire l'hypertrophie des noyaux gallaires.

5° LE PARASITE .

Le parasite présente des noyaux de taille diverse mais tous fortement colorés; on distingue parmi eux les noyaux particuliers des glandes salivaires.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE.

La formation de la cécidie s'explique par une différence de comportement de deux surfaces dont l'une du fait d'une hypertrophie cellulaire plus intense s'allonge davantage que l'autre et devient convexe.

Les hypothèses émises pour la cécidie de *Perrisia affinis* paraissent pouvoir s'appliquer dans le cas présent.

VI.- DIPTEROCECIDIE du MAYETIOLA POAE Bosc sur POA NEMORALIS L.

Cette nouvelle cécidie, d'un type vraiment particulier, est due au Diptère Cécidomyide *Mayetiola Poae* Bosc, sur *Poa nemoralis* L.; sa conformation rend la fixation difficile, entraîne la fragilité des coupes qui se déchirent facilement au rasoir et s'attachent mal sur la lame. Un seul échantillon avait été trouvé dans la région parisienne, mais par la suite, dans les environs de Besse-en-Chandesse (Puy-de-Dôme) ont été ramassées quelques autres cécidies qui ont permis d'en faire une étude plus complète.

1° RECHERCHES ANTERIEURES.

L'aspect inattendu de cette cécidie lui a valu depuis très longtemps l'attention de nombreux chercheurs qui la décrivent soit dans des ouvrages généraux soit dans des publications particulières. Prillieux, qui l'étudie en 1853, en donne déjà une bibliographie importante, mais tous ces travaux dont le premier remonte à 1685, sont d'ordre descriptif. Certains auteurs admirent la nature gallaire de ces formations, d'autres pas. Mais Bosc, qui en 1817 observa l'insecte à l'état parfait et le désigna du nom de *Cecidomyia poae*, résolut définitivement le problème. Il commit probablement une erreur de détermination sur l'hôte qu'il appela *Poa trivialis* et cette erreur fut à l'origine de nombreuses controverses, non encore achevées d'ailleurs, car les auteurs qui suivirent ne retrouvèrent jamais cette galle que sur *Poa nemoralis*. Nous-même ne l'avons rencontrée que sur cette dernière Graminée.

La nature des filaments entourant la galle a été également discutée, mais le plus souvent ils ont été regardés comme des racines. Si c'est l'opinion de Germain de St-Pierre qui les décrit comme des "appendices externes radiciformes" simples, Prillieux est d'un avis opposé : "Or, si l'on fait des coupes longitudinales et transversales d'un filament, on voit au centre un faisceau de fibres à parois épaisses, sur lesquelles on observe des ponctuations. Ces fibres qui sont semblables à celles de la tige et se continuent avec elles, émanent de la tige, et pénètrent à l'intérieur des filaments qu'elle parcourent dans toute leur longueur. Elles sont entourées de plusieurs rangées de cellules longues et étroites qui enveloppent le faisceau fibreux comme d'un étui. Au centre du faisceau, je n'ai jamais pu discerner ni cellules médullaires, ni vaisseau. Si l'on fait de semblables coupes sur une racine de la même plante, on observe au centre d'un faisceau fibreux, constitué des mêmes éléments que

celui du filament, mais bien plus considérable quatre ou cinq tubes ponctués fort gros. Une pareille différence ne peut permettre d'identifier de tels organes et de regarder, comme on l'a fait les filaments comme des racines ". L'auteur les assimile à des " productions morbides d'une nature spéciale ", ce qui évidemment est un peu vague. Beyerinck fait une étude très poussée de cette cécidie et de son cécidozoaire en 1885. S'il n'apporte rien d'absolument neuf quant à la morphologie et l'anatomie de cette galle, son étude des " poils " gallaires est fort intéressante. Il les qualifie d'emblée de " gallenwurzeln " et essaye de démontrer leur nature radiculaire. Il note leur formation endogène, décrit leur structure anatomique et en particulier indique qu'aussi longtemps qu'ils demeurent non lignifiés ils possèdent un cylindre central avec trois ou quatre plages de vaisseaux. Il les homologue aux racines aériennes de *Tecoma radicans* ou à celles de *Hedera helix*. Le point le plus intéressant est celui où passant de l'observation à l'expérimentation il enfouit, comme on le ferait d'une bouture, la galle avec sa feuille et son entre-nœud, dans de la terre contenue dans un pot de fleurs. Ces expériences, répétées une seconde fois avec moins de succès, ont abouti aux résultats suivants : quelques " gallenwurzeln " (trois à cinq, parfois davantage) se sont au bout de quelques mois allongées et transformées en racines normales. Il peut même en sortir une nouvelle plante de *Poa*. Les gravures qu'il donne paraissent particulièrement nettes; mais ces expériences n'ont pas été, à notre connaissance, recommencées.

Pour Küster (1911) ces poils sont aussi des formations radiculaires; il reprend d'ailleurs dans l'ensemble les observations de Beyerinck. Il en est de même de Ross (1932) qui admet lui aussi qu'il se forme des racines adventives très nombreuses ayant jusqu'à 10 mm de long, d'abord blanchâtres, puis jaunâtres.

Dans tous ces travaux le point de vue cytologique a été négligé.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique.

La cécidie située dans la partie supérieure de la tige de *Poa nemoralis* L., au voisinage d'un nœud, se présente extérieurement comme un manchon cylindrique, de 10 à 15 mm de long et de 3 à 4 mm de diamètre; celui-ci est constitué par un feutrage de longs poils partagés suivant un plan passant par l'axe en deux groupes qui, se recourbant à droite et à gauche, entourent la tige et emprisonnent la gaine foliaire; dans la région moyenne du manchon les poils gardent un certain parallélisme entre eux tandis qu'aux extrémités ils se disposent d'une manière assez irrégulière. L'ensemble de couleur grisâtre se détache nettement sur la tige gracie du *Poa*.

b) en coupe .

La coupe transversale passant au niveau du parasite montre celui-ci coincé entre la gaine foliaire et la tige qui, à son contact, perd sa section circulaire et s'aplatit. Fait remarquable,

les poils prennent tous naissance dans la région opposée au parasite et se recourbent, de part et d'autre de la tige, pour venir se rejoindre en avant, enserrant ainsi, par suite de leur grande longueur, à la fois, la tige, le parasite et la gaine foliaire. On les aperçoit, bien entendu en coupe longitudinale et ça et là, en coupe transversale.

La coupe longitudinale présente des aspects analogues; le parasite plaqué contre la surface caulinare, est recouvert à la fois de la gaine foliaire et des poils, qui, sur plusieurs étages, prennent naissance du côté opposé, montrant de nombreuses sections transversales, à peu près circulaires.

Il peut y avoir une ou plusieurs larves.

On a donc ici un ensemble de formations vraiment curieuses, inconnues jusqu'à maintenant dans les cécidies étudiées.

3° ETUDE ANATOMIQUE.

a) la tige normale.

La tige normale, de section circulaire ou elliptique, montre le long d'un entre-nœud, une vaste lacune axiale, creusée au centre de tissus eux-mêmes réduits à une bande périphérique étroite.

On y observe :

- d'abord un épiderme cutinisé aux cellules régulières, à peu près rectangulaires, assez grandes.

- puis le parenchyme cortical réduit généralement à trois assises de cellules plus petites ou semblables aux cellules épidermiques, mais arrondies et montrant des méats d'importance variable.

- viennent ensuite les éléments conducteurs séparés par des espaces inter-fasciculaires réduits le plus souvent à deux rangées de cellules allongées parallèlement au rayon. Ces éléments conducteurs sont des faisceaux typiques de Monocotylédorés. Leur xylème présente une phase superposée, de part et d'autre de laquelle se placent deux vaisseaux de gros calibre correspondant à la phase périphérique. On observe souvent une lacune au pôle ligneux de la phase superposée.

Le phloème se place entre les vaisseaux périphériques et au-dessus du xylème, c'est-à-dire vers l'extérieur; ces éléments sont de petite taille et plus colorés que les cellules voisines; enfin il est le plus souvent entouré par une gaine fibreuse qui peut se prolonger plus bas englobant le reste du faisceau conducteur.

Ces faisceaux libéro-ligneux, au nombre d'une vingtaine dans une tige âgée, sont d'importance inégale; certains comprennent des éléments plus nombreux ou de plus grande taille, et les plus grands sont reliés à l'épiderme par quelques assises lignifiées qui se sont formées aux dépens de l'écorce.

- enfin à l'intérieur du cercle des faisceaux libéro-ligneux se placent sur une ou deux rangées, de grandes cellules séparées par des méats parfois importants, et qui constituent le peu de moelle que contient la tige. Ces cellules aux contours bizarres sont doublées vers l'intérieur par d'autres cellules très aplaties, réduites à leur membrane, qui bordent la vaste lacune centrale et sont les vestiges de cellules médullaires antérieures.

Contre la tige se place la gaine foliaire. Celle-ci, de faible épaisseur, montre sous l'épiderme externe, fortement cutinisé, une rangée des cellules jointives, qui, dans l'ensemble, sont de forme rectangulaire; en-dessous vient une assise de cellules - parfois deux - aux contours arrondis, laissant entre elles quelques lacunes; on aperçoit de place en place des faisceaux libéro-ligneux, du type des Monocotylédones. Enfin le mésophylle est limité par l'épiderme interne, faiblement cutinisé.

b) étude de la cécidie,

On étudiera la cécidie d'abord en coupes transversales successives puis en coupe longitudinale. Si nous partons d'une extrémité de la cécidie les premières coupes transversales montrent des dimensions semblables à la normale; cependant la cavité médullaire a presque entièrement disparu, comblée par des cellules rondes, de grande taille et laissant entre elles des méats; la lacune de faible importance, qui subsiste, disparaîtra d'ailleurs dans les sections situées à un niveau plus élevé; il apparaît alors la première ébauche d'un poil dont le nombre augmentera dans les coupes suivantes. (PL.VI fig.8). Fait remarquable, d'une part ces ébauches se situent toujours en face d'un faisceau libéro-ligneux, d'autre part, environ la moitié seulement des faisceaux, groupés tous du même côté sur un même demi-cercle à l'opposé du parasite, est intéressée par ces néoformations. Dans les coupes suivantes, plus centrales, ces ébauches s'allongent en " poils " ; ces " poils " se partagent, du côté où ils prennent naissance et suivant un plan longitudinal, en deux groupes qui se recourbent l'un vers la droite, l'autre vers la gauche de la tige; ils deviennent suffisamment longs pour entourer complètement, comme il a été dit, la tige et la gaine foliaire, plus le parasite.

Les mêmes aspects se présentent, mais dans un ordre inverse, de la région centrale de la cécidie à son autre extrémité.

On remarque, en même temps, que la tige perd son contour circulaire, s'aplatit du côté du parasite, que les cellules médullaires s'agrandissent considérablement, tandis que les cellules corticales se multiplient légèrement au contact de l'agent parasitaire.

Dans cet ensemble deux phénomènes importants se remarquent immédiatement :

a) la formation des " poils ".

b) l'hypertrophie des cellules médullaires.

A ces deux aspects principaux des modifications apportées par l'action cécidogène s'ajoutent des perturbations atteignant :

- c) l'appareil conducteur,
- d) la gaine foliaire.
- e) le reste des tissus de la coupe.

Le plan d'étude étant ainsi tracé, on décrira successivement ces diverses parties.

I. La formation des poils.

Elle débute par le cloisonnement des cellules corticales placées au voisinage immédiat de la gaine sclérifiée du faisceau libéro-ligneux. Les cellules se différencient, s'enrichissent en cytoplasme et surtout se multiplient : il se constitue ainsi un groupe de cellules méristématiques qui forme au sein du parenchyme cortical une sorte de nodule; par la suite le contour de ce nodule (PL.VI fig. 9) se précisera car les cellules qui le limitent se séparent progressivement des cellules corticales voisines; enfin le mamelon néo-formé s'accroît, d'une manière indépendante, en même temps qu'il repousse en avant ce qui reste de l'écorce dont les cellules s'écartent, s'isolent ou encore s'écrasent. L'épiderme cède à son tour sous la pression et se déchire; la poussée en avant ne paraît pas manifester d'autre action sur les cellules voisines qu'une action mécanique de compression. A l'intérieur de la néo-formation les cellules axiales s'allongent et forment une sorte de cylindre central, tandis que les cellules voisines, plus grandes, s'agencent en files régulières et rappellent une écorce. La limitante externe, sorte d'épiderme, est formée également de grandes cellules (PL.VI fig. 10).

Il faut enfin considérer que sur un même plan voisinent un certain nombre de " poils ", que tous ces poils, quoique de longueurs inégales, se développent d'une manière analogue; il résulte de cet effort d'ensemble que les cellules corticales situées entre les poils se séparent, s'arrondissent et s'exfolient et que l'épiderme correspondant se désagrège dans sa totalité; de ce dernier, en effet, il ne reste, le long de la tige, de part et d'autre des poils extrêmes, que des lambeaux pendants, sans forme aucune. Ces cellules corticales et épidermiques en voie d'exfoliation sont, en général, plus grandes que les cellules normales; elles sont donc légèrement hypertrophiées.

Du haut en bas de la cécidie ces " poils " se placent les uns au-dessus des autres, tout le long d'un même faisceau libéro-ligneux; leur nombre est extrêmement élevé car ils sont très serrés et il n'est pas étonnant qu'ils constituent à eux seuls la partie la plus visible de la galle.

En coupe longitudinale le " poil " néoformé se rac-

corde avec les éléments conducteurs normaux par des éléments courts (PL.VI fig. II), fortement lignifiés, auxquels succèdent, dans le corps du poil, des vaisseaux rayés. Les cellules de la base, entourant ces éléments conducteurs, sont allongées, rectangulaires et de dimensions normales; elles constituent, jusqu'à la limite externe formée de cellules de même type, une écorce. Plus haut dans le " poil " ces cellules sont plus grandes, plus allongées et présentent une hypertrophie plus marquée. Au sommet se situe la région méristématique dont les multiplications cellulaires engendrent le " poil " dans son ensemble .

En coupe transversale (PL VI fig. I2) on retrouve la limitante externe, aux grandes cellules irrégulières, bombées vers l'extérieur, couvertes d'une faible cuticule, une zone corticale sous-jacente formée de deux à quatre assises de cellules allant en diminuant de taille de l'extérieur vers l'intérieur, enfin un cylindre central limité par une ou deux assises aux cellules plus petites et dont la plus interne pourrait être assimilée à un péricycle car les vaisseaux se forment à son contact.

La disposition des éléments vasculaires est dans beaucoup de cas encore assez simple . On observe des faisceaux vasculaires comprenant un faible nombre d'éléments (trois ou quatre environ) dont les plus petits partent du péricycle tandis que les plus gros se placent vers le centre : la différenciation est donc centripète. Ces faisceaux, souvent au nombre de quatre, sont en général isolés mais peuvent se rejoindre vers le centre; parfois les cellules voisines se lignifient aussi, compliquant l'aspect du cylindre central. Les éléments situés entre ces vaisseaux sont généralement cellulotiques : il ne semble pas que ce soit du phloème mais un simple parenchyme qui peut, comme il a été dit, se lignifier.

L'aspect de ces poils, la disposition alterne et le sens de différenciation des vaisseaux rappellent la structure d'un cylindre central de racine. Mais l'alternance classique entre l'assise que l'on peut qualifier de péricycle et l'assise qui lui est extérieure ou endoderme n'est pas absolument régulière; par ailleurs les ponctuations endodermiques font défaut; aussi ne peut-on affirmer la présence d'un endoderme. L'absence d'endoderme a été déjà signalée dans des racines particulières, celles d'une plante parasite: *Thonningia coccinea* Vahl. (Balanophoracées) par G. Mangenot. D'après cet auteur, cette absence est " sans doute liée au fait que la racine ne reçoit aucun élément provenant du milieu extérieur ". Il est bien évident que cette hypothèse s'applique ici, les " poils " ne recevant leurs matières nutritives que du corps de la plante: on peut donc les considérer comme des racines de ce type . D'autre part leur formation entogène, le fait qu'ils apparaissent, comme cela se passe dans la plupart des cas normaux, en face des éléments vasculaires ajoute à leur structure pour permettre de les assimiler, avec cependant quelques réserves, à des racines; ce sont des racines modifiées mais qui gardent, en gros, les caractères de cet organe; puisque ces racines sont portées latéralement par la tige on peut en faire des racines adventives.

On a donc une action " rhizogène " du parasite très curieuse.

2. Les cellules médullaires.

La moelle de la tige normale, comme on le sait, est presque entièrement remplacée par une lacune. Au niveau de la cécidie cette lacune se remplit de cellules aux contours arrondis qui la comblent progressivement et le plus souvent totalement. Il y a donc hyperplasie, mais celle-ci s'accompagne d'un effet graduel hypertrophiant car les dessins de cellules médullaires, vues en coupes transversales faites à des niveaux différents, allant de la région basale à la région centrale gallaire, montrent clairement une augmentation progressive des dimensions cellulaires; les cellules s'agrandissent environ d'un quart ou d'un cinquième en diamètre. Mais cette hypertrophie est encore plus apparente lorsqu'on regarde les mêmes cellules en coupe longitudinale; déjà agrandies suivant leur diamètre, elles sont devenues extrêmement longues, très rectangulaires; alors que dans les cellules normales (PL VI fig. I4) la longueur atteint au plus deux ou trois fois la largeur, dans les cellules placées au niveau du parasite c'est de douze à seize fois - et même plus - que la largeur est contenue dans la longueur (PL VI fig. I3). Cette hypertrophie, extrêmement marquée, importante, est en même temps curieuse, car elle est nettement polarisée suivant l'axe de la tige. Elle est, peut-être, en relation avec la position des parasites, qui n'encerclent pas la tige mais sont allongés suivant son axe. Il faut noter ici que cette hypertrophie polarisée ne s'applique pratiquement qu'aux cellules médullaires; les cellules corticales voisines de la base des poils se multiplient ou s'exfolient mais ne subissent qu'un très faible allongement. La moelle présente donc des modifications très intéressantes.

3. Les éléments conducteurs.

Dans la région des éléments conducteurs apparaissent aussi des modifications importantes. C'est ainsi que du côté des "poils" les espaces situés entre les faisceaux conducteurs se lignifient (PL VI fig. II); les éléments cellulaires qui les constituent sont pour la plupart néoformés et disposés en files radiales, suivant leur plus grande dimension le plus souvent. Ces éléments qui restent généralement courts, se lignifient fortement et forment un arc scléreux qui, au fur et à mesure que l'on s'élève dans la cécidie, gagne d'importance et relie l'ensemble des faisceaux conducteurs; ceux-ci finissent par s'y trouver noyés. Ainsi se constitue à l'opposé de la région où se trouve le parasite, une sorte de bouclier lignifié englobant les faisceaux conducteurs en face desquels s'engendrent les poils. Ces faisceaux, eux-mêmes, se modifient et en particulier la phase périphérique devient indistincte. En revanche, tout à l'opposé, du côté du parasite, les faisceaux libéro-ligneux restent isolés mais n'en subissent pas moins des modifications; c'est ainsi que le phloème devient moins important et que la structure classique vasculaire des Monocotylédones n'existe plus; on remarque, en outre, que le nombre d'éléments lignifiés est moins élevé: il y a donc défaut de lignification.

4. La gaine foliaire.

La gaine foliaire, au niveau du parasite ne montre

que de faibles modifications. Elle s'est peu ou pas épaissie, parfois même s'est amincie et on constate la présence générale, dans le mésophylle, de trois assises de cellules aux contours arrondis et qui se montrent étirées surtout parallèlement au limbe. Dans l'épiderme interne les cellules se sont fortement aplaties et l'épiderme externe est nettement cutinisé. On aperçoit enfin, çà et là, comme dans la gaine foliaire normale, des stomates.

5. Le reste de la coupe.

On retrouvera dans les régions restantes de la coupe des phénomènes d'hyperplasie et d'hypertrophie mais moins marqués que ceux observés dans les régions précédemment étudiées.

Il a été déjà dit que les cellules corticales situées entre les " poils " subissaient une certaine hypertrophie; il en est de même de celles placées au contact et au-delà du bouclier lignifié; par contre dans la région corticale restante, limitée en dimensions et placée au contact du parasite, s'observe non une hypertrophie mais une augmentation du nombre des cellules. Ces cellules aux contours géométriques, anguleuses, sans méats, se disposent en assises dirigées perpendiculairement à la paroi de la tige et parallèles entre elles; à ce niveau il y a seulement hyperplasie (PL.VI fig. 15).

L'épiderme est, aussi, dans l'ensemble plus ou moins hypertrophié, sauf du côté du parasite où il est d'ailleurs faiblement cutinisé.

6. En conclusion:

La cécidie présente un aspect curieux que l'on peut résumer ainsi : autour de la tige, déprimée au contact du parasite, s'enroulent des " poils " qui paraissent avoir la valeur de " racines adventives " et qui enferment, dans leur chevelu, l'agent cécidogène. Ces " poils " prennent tous naissance à l'opposé du parasite, en face de faisceaux libéro-ligneux réunis entre eux par un " bouclier lignifié ". En même temps que se déroulent ces phénomènes qui font penser à une action rhizogène se manifestent des effets hyperplasiant et hypertrophiant qui se retrouvent ici comme dans toutes les cécidies: l'hyperplasie persistant au contact du parasite, l'hypertrophie étant particulièrement intense au niveau des cellules médullaires.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau et la mitose

Dans le parenchyme cortical normal le noyau est de petite taille, globuleux ou légèrement allongé. Son contour régulier, limite un suc nucléaire rosé au sein duquel s'aperçoivent : la chromatine, sous forme d'un réseau à texture serrée, et le nucléole, de petite taille. Sur le réseau chromatinien se distinguent quelques travées plus épaisses mais irrégulières et des chromocentres peu nombreux et souvent étirés. Dans la moelle les noyaux ont même structure et même grosseur. Le noyau est intermédiaire entre les types réticulé et euréticulé.

Si, au niveau de la cécidie, les noyaux présentent la même apparence leurs dimensions au contraire sont susceptibles de variations. C'est ainsi que dans le corps des " poils " les noyaux pourront être plus gros et prendre une forme plus allongée, en relation avec la forme cellulaire qui est rectangulaire; les nucléoles, nettement de plus grande taille, peuvent être doublés en nombre et dans ce cas semblables ou inégaux. On remarque de plus, au sommet des jeunes poils, garnis d'un ou deux nucléoles, des noyaux volumineux par rapport à la cellule; caractère normal pour la région méristématique située à cette place. Les cellules y sont en voie de division et les figures de mitose observées se sont révélées normales: on peut suivre, en effet, l'évolution des chromosomes longs et minces tout au long des divers stades classiques de la division; le " poil " s'accroît donc par des caryocinèses banales (PL VI fig. I9).

Dans la tige proprement dite, on retrouve des noyaux semblables aux témoins ou faiblement hypertrophiés dans l'écorce, le bouclier lignifié et le parenchyme avoisinant les éléments conducteurs; par contre, au niveau de la moelle, dans les cellules qui ont comblé la lacune médullaire les noyaux se sont hypertrophiés d'une manière intense. En coupe transversale cette hypertrophie est déjà visible mais c'est surtout suivant l'axe de la cellule qu'elle est manifeste: les noyaux se sont fortement allongés dans le même sens que la cellule médullaire néo-formée (PL VI fig. I7 et I8). Leur contour parfois imprécis, souvent irrégulier, fait apparaître des lobes plus ou moins prononcés, des sillons plus ou moins profonds qui le découpent et font penser à un début de fragmentation. Leur structure montre le réticulum normal, fin et granuleux au croisement des mailles, mais plus flou en bordure, avec des zones plus colorées, des chromocentres, tout particulièrement contre les nucléoles: ceux-ci sont maintenant au nombre de deux ou trois ou même quatre. L'allure générale des noyaux inclinerait à penser qu'ils se dirigent vers un état pathologique, et certains d'entre eux réduits à une sorte de squelette formé de travées chromatiques, dépourvus plus ou moins totalement de réseau, seraient déjà en voie d'altération.

C'est dans la région centrale de la cécidie, au voisinage du parasite, que ces noyaux semblent présenter le maximum d'hypertrophie; puis leur taille diminue progressivement en s'éloignant de cette zone, pour arriver enfin aux dimensions des noyaux normaux. On n'a jamais pu observer à ce niveau, dans la moelle, de figures caryocinétiques particulières qui expliqueraient par des anomalies l'apparition de tels noyaux; au contraire, les aspects mitotiques entrevus sont des fins de télophase, donc des figures banales de division. Il semble que seul l'effet hypertrophiant succédant aux divisions normales qui ont engendré les cellules néoformées de la moelle puisse expliquer les dimensions extraordinaires de ces noyaux (comparer la figure I6 PL.VI avec la fig. I7 PL.VI); il y aurait synthèse intranucléaire directe de chromatine, gonflement, dans un noyau qui s'hypertrophierait sans régularité aboutissant à ce contour imprécis qu'il présente souvent. L'augmentation du nombre de chromocentres autour du nucléole, la richesse en chromatine de ces noyaux paraît leur conférer une valeur polyploïde.

Il reste enfin à indiquer que les cellules corticales

placées contre le parasite - qui sont, comme on l'a dit, groupées en files parallèles - possèdent un noyau de plus petite taille que le noyau habituel, ce qui paraît normal.

En résumé ce sont surtout les cellules médullaires néo-formées qui montrent de gros noyaux d'un type particulier. L'hypertrophie nucléaire n'est bien marquée qu'à ce niveau. On n'observe pas, par ailleurs, de caryocinèses atypiques.

b) le cytoplasme

C'est dans les cellules médullaires néo-formées et dans les cellules placées au contact du parasite que le cytoplasme montre des changements intéressants. Au niveau des cellules corticales de petite taille le cytoplasme devient plus abondant, plus dense, remplit la cellule et ne montre que de petites vacuoles; on pourrait assimiler ce tissu au tissu nourricier.

Il en est le plus souvent ainsi dans les cellules hypertrophiées de la moelle; cependant certaines d'entre elles montrent de grandes vacuoles, peu nombreuses, à côté de vacuoles de plus petite taille ou encore une ou deux grandes vacuoles refoulant la matière vivante à la périphérie. Néanmoins dans toutes ces cellules particulières le cytoplasme est abondant; il y a eu synthèse cytoplasmique, d'autant plus intense que ces cellules avoisinent la région centrale de la galle.

Bien entendu dans les cellules méristématiques des " poils " le cytoplasme est particulièrement abondant : là aussi, dans ces cellules provenant des cellules corticales, il y a eu synthèse cytoplasmique.

5° LE PARASITE.

On ne signalera du parasite, en dehors des noyaux volumineux qu'il possède à côté de noyaux normaux, comme d'ailleurs les parasites précédents - que sa membrane fortement épaissie et pourvue de piquants. Ceux-ci, très aigus, affectent une forme conique car leur base est circulaire; la plupart paraissent s'insérer directement sur le tégument, mais quelques-uns présentent à leur base un tubercule sur lequel ils s'articulent; sur ce tubercule le piquant est, dans la très grande majorité des cas, seul, mais il est quelquefois doublé d'un autre piquant.

Le parasite est plaqué contre la paroi de la tige; il y a donc, au moins pendant un certain temps de la vie du parasite, contact très étroit entre lui et le végétal.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE.

Cette cécidie, de structure compliquée, présente des néoformations non encore observées dans les autres cécidies; dans l'ensemble les phénomènes d'hyperplasie et d'hypertrophie s'y retrouvent mais ils produisent, ici, des effets originaux.

L'action du parasite semble être complexe. On con-

coit encore assez bien que le développement du parasite provoque une hyperplasie cellulaire d'abord : celle-ci se marque par le comblement de la lacune médullaire et par l'entrée en mitose des cellules corticales qui forment du côté de l'insecte le tissu nourricier. A l'opposé ces cellules corticales subissent une différenciation telle qu'elles font retour au stade méristématique et par là sont capables d'engendrer, à leur tour, cette néoformation radiculaire qu'est le " poil ". Il semble qu'à partir de ce moment, isolées peut-être par le bouclier lignifié, ces cellules deviennent indépendantes et synthétisant alors leurs propres substances de croissance et de division échappent à toute action directe de l'agent parasitaire, au moins à ce point de vue là. Ceci paraît d'autant plus plausible que la croissance de la néo-racine se fait à son sommet méristématique comme dans les cas normaux, qu'elle est régulière et a lieu suivant les stades classiques de la mitose. Par contre les cellules médullaires néo-formées restent soumises après leur multiplication, limitée dans le temps à l'action de l'agent parasitaire tout voisin et qui continue à déverser la substance agissante; c'est alors qu'intervient le phénomène de l'hypertrophie cellulaire et nucléaire. Les noyaux s'hypertrophient et cela, semble-t-il, d'une manière d'autant plus intense qu'ils sont situés plus près du parasite ou que le nombre de ces derniers est plus élevé. Le noyau s'agrandit, se lobe, se découpe, le nombre de nucléoles augmente; plus tard ces noyaux volumineux se désagrègent plus ou moins complètement, peuvent même s'altérer et devenir pycnotiques; le parasite poursuit pendant ce temps, plaqué contre la tige, son développement.

Interviennent aussi les processus de lignification intense aboutissant à la formation du bouclier lignifié qui pourrait peut-être jouer le rôle d'une barrière mécanique à la base des " poils " en s'opposant au passage de toutes les substances émises par le parasite.

En définitive l'agent parasitaire exercerait une action cécidogène par la substance qu'il émet, provoquant des phénomènes d'hypertrophie et d'hyperplasie cellulaire et nucléaire... mais il reste à expliquer pourquoi les " poils " se recourbent les uns vers la droite les autres vers la gauche de la tige. Beyerinck écrit qu'une fois sorties, ces racines gallaires se recourberaient par suite d'une excitation hydrotropique. Küster est de cet avis. Ross renvoie à Beyerinck. Il semble que cette explication soit erronée. Ces racines étant situées à 30-40 cm de haut, on ne voit pas qu'elle serait l'origine de cet hydrotropisme. Ne serait-ce plutôt, puisque c'est vers le parasite, en définitive, que se recourbent ces racines, un effet chimiotropique exercé par lui qui provoquerait leur retournement. Ce dernier point n'est pas élucidé.

VII - DIPTEROCECIDIE A'OLIGOTROPHUS REAUMURIANUS F. Löw sur TILIA sp.

La première de ces cécidies a été récoltée sur divers Tilleuls le long de la voie ferrée d'Orry-la-Ville à Chantilly (Oise) ou encore à Bouray-sur-Juine (S. et O.) dans les bois qui entourent la voie ferrée.

1° RECHERCHES ANTERIEURES .

La morphologie de cette cécidie a été décrite par Réaumur, dans ses "Mémoires pour servir à l'histoire des insectes", elle a été également étudiée par Löw, enfin Küster la cite dans son traité et indique quelques-unes de ses particularités anatomiques.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE.

a) aspect morphologique

Cette cécidie, provoquée par *Oligotrophus Reaumuri-* anus F. Löw, siège sur la feuille de Tilleul qu'elle traverse complètement . De forme bien particulière - en gros, celle d'un obus - elle fait saillie des deux côtés du limbe, surtout à la face inférieure où se trouve sa partie conique; approximativement les proportions sont les suivantes: les deux-tiers de la déformation se situent sous l'épiderme inférieur, l'autre tiers au-dessus de l'épiderme supérieur; ses dimensions varient entre 2 - 3 mm de diamètre sur 4-5 mm de hauteur; enfin sa couleur passe du vert de la feuille au brun rougeâtre. Dans les stades avancés la cécidie est creusée d'une cavité régulière, ouverte, dans la grande majorité des cas, vers la face inférieure du limbe: il se forme, en effet, au sein même de la cécidie, comme une sorte de galle interne qui se libère vers la fin juin et que l'on pourrait assimiler à un " cocon " emportant la larve. - Par la suite, d'après Houard , " le reste de la galle prolifère pour combler le trou laissé par la chute de la galle interne ". Chaque feuille peut ainsi porter plusieurs cécidies, à des stades divers.

b) en coupe longitudinale .

La coupe longitudinale menée dans une cécidie adulte avant le départ du " cocon " interne (PL.VII fig. I) montre que ses dimensions sont extrêmement élevées par rapport au limbe normal. Celui-ci, de part et d'autre de la cécidie, s'épaissit rapidement et forme sur sa face supérieure une sorte de coupole grossièrement hémisphérique et sur sa face inférieure un mamelon nettement plus saillant et s'amincissant à son sommet. On distingue déjà, dans cette coupe longitudinale, deux parties:

- une partie centrale, formée de petites cellules pouvant se colorer fortement en vert par le vert lumière, au sein de laquelle on aperçoit le parasite logé dans une chambre gallaire encore de faibles dimensions .

- une partie périphérique, entourant la région centrale, surtout latéralement, colorée en brun ou brun-rougeâtre par suite de sa richesse en tanin, et faisant la liaison avec le limbe normal; les cellules, de grande taille, sont remarquablement allongées dans une direction perpendiculaire au limbe .

3° ETUDE ANATOMIQUE .

a) la feuille normale.

La feuille présente la structure classique suivante:
(PL.VII fig.2).

- un épiderme supérieur cutinisé, aux cellules quadrangulaires ou rectangulaires.

- un parenchyme palissadique, aux cellules allongées perpendiculairement au limbe et disposées en une seule assise.

- un parenchyme lacuneux, aux cellules arrondies ou allongées, entourant des lacunes de dimensions et de forme variables.

- un épiderme inférieur aux cellules aussi grandes que les cellules épidermiques supérieures mais plus irrégulièrement disposées.

b) étude de la cécidie .

A.- La coupe longitudinale de la cécidie adulte a montré la présence de deux parties distinctes par leur coloration et la forme des cellules : une partie périphérique et une partie centrale; elles seront étudiées successivement dans une cécidie jeune, en voie de formation.

I. La partie périphérique.

La partie périphérique (PL.VII fig.3) se signale d'abord par sa richesse en tanin, ensuite par la forme générale de ses cellules, de grande taille et toutes étirées perpendiculairement au limbe normal, par conséquent fortement rectangulaires.

En partant du limbe normal, on voit celui-ci s'épaissir progressivement tandis que se combler les lacunes du parenchyme lacuneux dont les cellules prennent une forme palissadique. Très rapidement le mésophylle se montre constitué, par ex, par trois assises de cellules rectangulaires, très étroites, qui s'étirent d'autant plus que l'on se rapproche de la cécidie proprement dite; puis le tissu gallaire s'élargit considérablement et de ce point à la partie centrale de la cécidie, ce ne sont que cellules rectangulaires, larges ou étroites, aux proportions extrêmement variables puisque la longueur peut atteindre de 2 à 25 fois la largeur.

En général les cellules les plus allongées sont aussi les plus étroites ; elles paraissent tirer leur origine des régions du mésophylle situées entre les faisceaux libéro-ligneux, tandis que les plus courtes, qui sont de beaucoup les plus larges, proviendraient des éléments cellulaires placés au-dessus et au-dessous des mêmes faisceaux conducteurs. Superposées les unes aux autres ces cellules forment des assises perpendiculaires au limbe et parallèles entre elles; elles se continuent, mais sur une très faible épaisseur et sont alors beaucoup moins hautes, au-dessus de la " partie centrale " de la cécidie dont elles se distinguent par leur richesse en tanin.

Enfin des éléments conducteurs traversent la partie périphérique, placés à mi-hauteur entre les deux épidermes.

2° la partie centrale

La partie centrale à la forme d'un " cocon " oblong inclus dans la partie périphérique et correspond à la " galle interne " appelée à se séparer des autres tissus, en laissant, après son départ, une cavité semblable. Elle est constituée par des files cellulaires qui gardent un certain parallélisme entre elles et se disposent, dans l'ensemble, perpendiculairement au limbe; de plus elle se creuse, à mi-hauteur ou dans son tiers supérieur de la cavité gallaire et montre, de ci de là, des cellules riches en tanin.

Un peu en-dessous de la limite supérieure de cette partie centrale et affectant la forme d'une calotte sphérique de surface plus ou moins régulière, se distingue une zone de cellules rectangulaires, disposées les unes au dessous des autres, qui montrent tous les caractères des cellules cambiales (PL.VII fig. 4). On est en présence d'une sorte de zone génératrice qui va engendrer par des cloisonnements répétés la presque totalité de la partie centrale et englober ainsi le parasite: on conçoit aisément pourquoi les cellules, dans ce " cocon interne " gardent une certaine régularité entre elles et montrent cette disposition en files, particulière aux formations secondaires.

Dans le parenchyme ainsi engendré s'observent cependant des différences. C'est ainsi que latéralement les files cellulaires néo-formées, d'une régularité quasi-géométriques, sont constituées par des cellules de petite taille, quadrangulaires ou rectangulaires (leur plus grande dimension étant alors parallèle à l'épaisseur du limbe) (PL.VII fig.5); en se rapprochant de la cavité du parasite, les cellules, - toujours associées en files perpendiculaires au limbe - augmentent de taille, tendent à devenir isodiamétriques et peuvent se séparer par des méats; l'isodiamétrie est presque atteinte quelques rangées avant la cavité parasitaire mais les dernières files cellulaires au contact ou au voisinage immédiat de la cavité, sont moins régulières et leurs cellules, déjà un peu plus petites que leurs voisines, s'en distinguent encore par leur richesse en cytoplasme; elles forment les premières assises du tissu nourricier.

L'hypertrophie cellulaire qui, en gros, s'observe de la limite de la "partie centrale " vers la cavité gallaire se retrouve aussi en allant de la calotte hémisphérique génératrice vers la région inférieure du " cocon interne "; autrement dit, tout au long d'une file cellulaire on peut observer une augmentation des dimensions cellulaires: c'est ainsi que les cellules situées au-dessus de la cavité sont plus petites que celles placées au-dessous, et que ces dernières tendent à s'allonger, à devenir rectangulaires alors que les premières gardent une forme quasi-quadrangulaire .

Il reste à signaler, au-dessus de la calotte sphérique génératrice, la présence de cellules engendrées par elle, sur une moindre épaisseur, et qui rejoignent les cellules riches en tanin appartenant à la " partie périphérique "; ces cellules augmentent légèrement de volume en s'éloignant de la zone génératrice sans atteindre et de loin les dimensions des cellules placées au-dessous de la cavité parasitaire .

Enfin à la limite des deux parties, centrales et péri-

phérique, s'intercalent des cellules allongées de taille inférieure aux cellules de la partie périphérique mais supérieure aux cellules de la partie centrale, par conséquent intermédiaires entre les deux; elles semblent se rattacher à la partie périphérique.

En définitive il s'est formé autour du parasite, par le fonctionnement d'une calotte de prolifération une grande masse de tissu appelé à jouer un rôle nourricier: c'est la " partie centrale " entourée elle-même d'une " partie périphérique ", nettement différente, ce qui facilitera leur séparation ultérieure.

B.- Evolution de la cécidie.

La cécidie qui vient d'être décrite est une cécidie encore jeune dans laquelle les cellules se multiplient ou s'hypertrophient encore. Dans une cécidie moins jeune l'on retrouve tous les aspects déjà décrits avec quelques variations cependant; c'est ainsi que les cellules de la partie périphérique s'allongent fortement sans pour cela augmenter sensiblement en nombre; aussi le limbe qui s'épaississait tout d'abord progressivement passe maintenant sans transition à la cécidie elle-même; celle-ci fait nettement saillie sur la feuille, particulièrement à sa face inférieure où pointe sa partie conique; Dans la " partie centrale " les cellules se sont multipliées surtout au voisinage du parasite, tandis que celles placées au-dessous se sont plutôt allongées perpendiculairement au limbe. Le tissu nourricier, aux cellules renfermant un cytoplasme abondant, localisé primitivement au contact du parasite, gagne progressivement de nouvelles assises plus éloignées de la cavité parasitaire qui s'enrichissent à leur tour en matière vivante; en même temps les cellules au contact du parasite s'écrasent, s'aplatissent tandis que leur contenu se déverse dans la cavité parasitaire où il est souvent visible.

Dans des stades plus âgés se remarquent des modifications profondes, en particulier une augmentation générale et très marquée du volume des cellules. Une première modification profonde est la lignification de la bordure du " cocon interne ": il se constitue ainsi une thèque scléreuse, épaisse d'une dizaine d'assises cellulaires à laquelle participent les cellules de petite taille décrites à la limite de la " partie centrale ", et quelques assises placées contre, soit en dedans soit en dehors d'elles; toutes ces cellules augmentent notablement de taille (comparer la région a et les cellules voisines de la figure 5 planche VII et les régions b c d de la figure 6 même planche qui leur correspondent) ; les membranes des cellules les plus externes sont les plus fortement épaissies et montrent, vues de face, de très nombreuses ponctuations très irrégulièrement disposées et, en coupe, de non moins nombreux canalicules d'échanges, larges d'ailleurs, s'évasant parfois à leur contact avec le canalicule correspondant de la membrane voisine. Dans les petites cellules lignifiées de la région moyenne de la thèque l'épaisseur de la lignine est moindre; enfin dans les cellules situées du côté interne les membranes sont encore moins épaissies, ou le sont irrégulièrement, et l'on arrive enfin au tissu central. On peut, en gros, dire que la lignification s'accroît dans une direction centrifuge.

Le tissu central est englobé dans la thèque scléreuse

et se partage en deux régions, superposées verticalement:

I. La région supérieure

qui comprend le parasite et le tissu nourricier

A ce stade le tissu nourricier s'est étendu tout autour de la cavité gallaire, vers le haut jusqu'à la thèque lignifiée, vers le bas à peu près jusqu'à mi-hauteur du cocon interne, la région inférieure de ce dernier restant en dehors du tissu nourricier. Toutes les cellules nourricières sont maintenant abondamment pourvues de cytoplasme; l'ensemble est coloré d'un vert intense au vert lumière. Ces cellules ont aussi augmenté de volume ainsi qu'on pourra se rendre compte en comparant les régions a' de la figure 5 planche VII et e de la figure 6 même planche, correspondant respectivement à une cécidie jeune et à une cécidie âgée.

En même temps le parasite qui se développe utilise le tissu nourricier dont le volume diminue tandis que la cavité parasitaire s'agrandit; aussi dans une cécidie âgée, avant le départ du " cocon interne " le tissu nourricier est-il très réduit.

Il faut noter que les faisceaux libéro-ligneux ne pénètrent jamais dans le tissu nourricier mais passent au-dessus de lui; les échanges doivent se faire de cellules à cellules.

2. Les cellules de la moitié

inférieure du " cocon ",

placées au-dessous du tissu nourricier, quoique plus grandes qu'autrefois, se sont vidées ou presque de tout leur contenu; elles ne renferment qu'une faible quantité de cytoplasme ou pas du tout; çà et là subsistent quelques noyaux enrobés dans une plage verte, résidu de la matière vivante antérieure. On remarque mieux alors à la base de cette région comme une sorte de dépression (PL. VII fig 8) très marquée, en forme de cratère, et qui se continue par un goulot jusqu'à la cavité parasitaire; les cellules placées en bordure peuvent se subérifier ou s'allonger en poils porteurs de gros noyaux du type normal tandis que les cellules sous-jacentes se multiplient plus ou moins comme le ferait une sorte de région prolifératrice. Le goulot, que l'on voit aussi dans les cécidies jeunes, finit par être très réduit: à ce moment la cavité larvaire paraît isolée du milieu extérieur, alors qu'elle communique avec lui. La cécidie est malgré les apparences une cécidie ouverte. Par là sortira probablement le cécidozoaire.

Alors se produit une dernière modification importante elle-aussi et qui est l'apparition d'une zone génératrice tout autour et en dehors de la thèque lignifiée (PL. VII fig. 6 région a). Il se crée là un cambium nettement caractérisé aux cellules aplaties, associées en files très régulières, elles-mêmes disposées, en gros, perpendiculairement à la thèque lignifiée. Cette zone génératrice entoure complètement le " cocon interne " sauf à son extrémité inférieure pointue, qui reste en dehors de la

gaine prolifératrice nouvelle. La cécidie présente alors l'aspect de la figure 7 pl. VII. On voit nettement la grande cavité dans laquelle s'abrite le parasite maintenant de grande taille, l'importance qu'a pris le tissu nourricier et, en-dessous de lui, le parenchyme à cellules vides qui n'offrira qu'une faible résistance au moment de la libération du parasite; de plus, la coque lignifiée s'interrompt presque à la pointe de la " galle interne " et facilite ainsi la sortie du parasite. On remarque en outre l'épaisseur plus grande de la thèque lignifiée tout en haut du " cocon ", et les premiers indices de séparation entre les deux parties sont déjà décelables.

Par la suite les cellules situées entre la nouvelle zone génératrice externe et la thèque lignifiée se déchireront, d'une manière toute mécanique d'ailleurs et le " cocon interne " se séparera du reste de la cécidie et de la feuille; on aperçoit alors, dans la cavité restante, des membranes cellulaires déchirées, pendantes, témoins et restes des assises antérieurement existantes.

Par la suite, indique Houard, " le reste de la galle prolifère pour combler le trou laissé par la chute de la galle interne "; on a tout lieu de penser - car nous n'avons pas étudié le phénomène - que l'obturation est due au fonctionnement de la zone génératrice nouvelle.

C - En conclusion cette galle extrêmement curieuse montre deux parties nettement distinctes; la première qui isole en son sein le parasite, la seconde qui par sa structure facilite le détachement de la première de la feuille. Le tissu nourricier se sépare du reste de la cécidie par une coque lignifiée et ce " cocon interne " correspond à ce que nous avons appelé la loge gallaire. La cécidie reste une galle ouverte. Sous des aspects différents cette cécidie se rapproche du type de cécidie offert par *Perrisia fraxini*.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau et la mitose.

Le noyau normal, déjà décrit dans les cécidies d'*Eryophies tiliae*, est du type à chromocentres, mais des tractus grêles et peu nombreux les prolongent et paraissent les réunir en un réseau très lâche et irrégulier.

Les noyaux gallaires montrent des variations en ce qui concerne leurs dimensions. C'est ainsi que les noyaux des cellules de la calotte de multiplication sont plus petits que les noyaux normaux: c'est un caractère commun à tous les cambiums d'avoir des noyaux de faibles dimensions et il n'y a là rien d'anormal. Dans le tissu nourricier s'observent des noyaux de dimensions variables, mais toujours supérieures à la normale et arrivant au maximum à doubler la longueur du noyau témoin et à multiplier par 1,5 sa plus petite dimension; en même temps s'accroît la masse chromatique - il y a donc synthèse intranucléaire directe de chromatine - sans que change cependant le type de structure; quelle que soit la taille de ces noyaux le nucléole est très gros et a augmenté de volume dans des pro-

portions beaucoup plus importantes que le noyau lui-même; dans quelques cas on observe deux nucléoles mais alors de dimensions moindres. La présence d'un grand nucléole dans l'ensemble des noyaux du tissu nourricier est le signe visible - pour certains auteurs, - en dehors de l'augmentation de volume nucléaire, de l'activité métabolique intense de cette région. Dans les cellules aplaties ou écrasées placées en bordure même de la cavité gallaire les noyaux, beaucoup plus petits que normalement, montrent un contour bosselé, irrégulier et sont en un mot altérés (PL.VII fig.9 a b c). Il est remarquable que dans ces noyaux si réduits le nucléole, encore visible, soit de grande taille, ce qui permet d'affirmer l'identité de ces noyaux avec ceux du tissu nourricier normal, mais aussi, semble-t-il, sa plus grande résistance aux processus destructifs que le noyau lui-même.

Cette altération des noyaux se poursuit et atteint son maximum dans les vieilles cécidies, par exemple au moment du départ du " cocon interne "; on y observe des aspects nucléaires bien particuliers. Alors que la cellule reste fortement hypertrophiée le noyau peut avoir diminué de volume, gardant plus ou moins sa forme sphérique ou bien prenant des formes bizarres. Parfois la chromatine s'est résolue en un certain nombre de granulations de volume variable ou encore de batonnets allongés ou courts, affectant des formes diverses et qui occupent alors l'ensemble du noyau; dans d'autres noyaux dont le contenu paraît vide aux trois-quarts, les granulations sont rejetées dans une portion en calotte de la sphère; enfin certains noyaux sont très contractés et ne forment plus qu'une masse confuse aux contours bizarres. On retrouve également des fragments chromatiques dans la cavité parasitaire, au sein de la masse colorée en vert du cytoplasme libéré d'une cellule déchirée.

Il est à remarquer que seuls les noyaux de ce tissu présentent cet aspect; ceux de la gaine lignifiée ont gardé un aspect normal tandis que dans le parenchyme à grandes cellules claires, placé en dessous de la cavité gallaire, les quelques noyaux aperçus gardent leur forme, sont de taille équivalente à ceux de la gaine lignifiée ou plus grands et ne paraissent pas altérés. Le rapport nucléoplasmique est extrêmement faible dans ces cellules qui apparaissent vidées de presque tout contenu.

Au-dessus de la calotte prolifératrice les noyaux sont aussi hypertrophiés mais leurs nucléoles restent de faibles dimensions et l'on peut dire qu'ils ont augmenté dans les mêmes proportions que les noyaux eux-mêmes.

Enfin dans la région périphérique les noyaux montrent également une légère hypertrophie, plus accentuée dans les cellules de grande largeur que dans les cellules étroites; le nucléole, par contre, reste de petite taille.

Des figures de mitose ont été observées dans toutes les régions de la cécidie aussi bien dans la calotte de prolifération où elles sont, bien entendu, très nombreuses, que dans le tissu nourricier ou la zone à petites cellules, aussi bien tout contre le parasite que loin de lui. Elles se sont révélées banales et tous les stades ont été observés; en particulier la présence d'anaphases et de

télophases normales avec fuseau et phragmoplaste indique bien que la mitose se déroule normalement; on notera seulement la position de la plaque équatoriale dirigée le plus souvent parallèlement au limbe. Il n'existe donc aucun mécanisme particulier qui puisse expliquer la formation des plus gros noyaux en dehors de l'hypertrophie pure et simple. C'est par la voie de la mitose normale que se sont multipliées les cellules gallaires qui, par la suite, s'hypertrophient avec leur noyau, hypertrophie impliquant une synthèse intranucléaire de chromatine.

En résumé l'action du parasite sur le noyau consiste en une augmentation plus marquée de son volume, augmentation qui se produit cette fois à son voisinage et non au-delà. Ce point particulier rapproche encore cette cécidie de celle de *Perrisia fraxini*. Quant à la mitose elle ne subit aucune modification.

b) le cytoplasme et les vacuoles.

Ce sont évidemment les cellules du tissu nourricier qui sont les plus riches en matière vivante; leur cytoplasme dense, creusé de nombreuses et petites vacuoles ou de quelques grandes vacuoles, se colore intensément. Il ne faut cependant pas oublier que ces cellules étaient primitivement pauvres en cytoplasme; la présence du parasite a donc provoqué une synthèse puissante de matière vivante. Parfois dans les cellules âgées du tissu nourricier le cytoplasme est comme lisse et uniformément coloré, d'aspect givré; stade proche de la disparition du contenu cellulaire certainement; il faut noter en effet, que le cytoplasme vivant à l'aspect spumeux.

Les cellules de la calotte de multiplication, au moment de son fonctionnement, sont également riches en cytoplasme; enfin le reste de la cécidie montre des cellules plutôt pauvres en cytoplasme.

Le tanin abondant a précipité sous des formes diverses dans les cellules de la partie périphérique et peut occuper la presque totalité du volume cellulaire; enfin l'on remarque, de place en place, dans toutes les régions de la cécidie, des cellules renfermant des mucilages, comme il en existe dans la feuille normale; dans la partie centrale ces cellules à mucilage apparaissent souvent groupées en files de 5 à 10 cellules, décelant leur origine commune.

c) le chondriome .

Dans l'ensemble de la cécidie, le chondriome est homogène et de forme granuleuse (parfois ce sont de courts batonnets). Les cellules du tissu nourricier renferment un chondriome identique mais avec une plus grande abondance d'éléments. Les plastes sont, en général, peu nombreux ou alors de petite taille; on peut les observer, par ex., dans les cellules de la partie périphérique dépourvue de tanin. Le chondriome gallaire ne présente pas de modifications par rapport au chondriome normal à part la plus grande abondance de chondriosomes dans les cellules nourricières et la raréfaction des plastes; il est vrai par contre, que dans la partie périphérique, les cellules sont particulièrement riches en tanin.

5° LE PARASITE.

Dans une cécidie jeune le parasite, de petite taille, affecte, en coupe, grossièrement la forme d'un demi-cercle; il entre alors en contact avec le tissu nourricier en cours de formation, par sa "demi-circonférence" à tel point qu'il devient difficile de distinguer parfois la limite des cellules végétales de celle de son tégument il s'allonge beaucoup par la suite, aux dépens du tissu nourricier et occupe alors presque la moitié de la hauteur du "cocon interne". Il possède des noyaux qui se colorent intensément au Feulgen, et parmi lesquels se remarquent, très gros, avec leur structure classique, ceux des glandes salivaires; les autres, de petite taille ou de taille normale, paraissent appartenir soit au type semi-réticulé soit au type à chromocentres; ces derniers sont les plus nombreux.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE.

Dans cette galle, plus compliquée que la plupart des autres Diptéroécidies, intervient comme dans les cécidies précédentes une substance libérée au cours du développement larvaire, provoquant la formation de la calotte prolifératrice et la multiplication des cellules voisines de la calotte, multiplication d'ailleurs limitée dans le temps.

Ces deux aspects correspondent à la diffusion dans les cellules de la substance émise au début du développement larvaire. Cette substance, qui entretient l'activité cambiale jusqu'à un certain stade de construction de la galle, crée ainsi un tissu de néoformation qui se dirigeant vers le bas enveloppe l'oeuf et l'enferme dans une cavité qui est la cavité gallaire; celle-ci reste cependant en communication avec l'extérieur par un goulot étroit que le tissu hyperplasié ménage en son sein; nous avons indiqué qu'il s'ouvre à l'extérieur par une sorte de cratère. La cécidie malgré son apparence fermée est ouverte: c'est une galle par enveloppement.

Les cellules voisines de la calotte génératrice engendreront la partie périphérique, mais sur elles s'exerce surtout une action hypertrophiante du fait que la concentration de la substance agissante diminue à la source et, par suite de sa diffusion, dans ces cellules éloignées. Intervient à ce moment la lignification des cellules en bordure de la région centrale. C'est alors que se fait, comme pour *Perrisia fraxini*, une synthèse intranucléaire directe de chromatine au voisinage du parasite. La substance émise n'agit que sur un petit nombre d'assises cellulaires, les plus proches du parasite, mais la larve dévore les cellules qui l'entourent, aussi celles situées au-delà subissent-elles à leur tour cette action. En définitive les cellules du tissu nourricier s'hypertrophient successivement avec le déplacement de la larve, et leur noyau s'enrichit en même temps en chromatine. Au contact du parasite le métabolisme des cellules est exalté et se traduit par une synthèse abondante de matière vivante pour le tissu nourricier tandis qu'au delà (zone inférieure de la partie centrale) les cellules restent pauvres en cytoplasme.

Il faut cependant noter que la synthèse intranucléaire est relativement faible et que, comme dans toutes les Diptéroécidies,

c'est l'hypertrophie cellulaire qui est encore la plus importante; celle-ci s'observe tout particulièrement dans les cellules situées en-dessous du tissu nourricier, autour du goulot.

Ces actions diverses sont fonction, ici comme ailleurs, de concentrations successives dues à la diffusion de la substance agissante dans des cellules plus ou moins éloignées du parasite; dans une zone de concentrations initiales il y a multiplication cellulaire, dans une zone de concentrations inférieures synthèse intranucléaire de chromatine et enfin hypertrophie cellulaire; celle-ci peut s'accroître encore quand, à la fin de la vie larvaire, la substance est émise à très faible concentration.

Il est difficile d'expliquer la formation de la zone génératrice finale, mais elle pourrait se créer en dehors de toute action parasitaire; on peut penser, par ex., qu'elle apparaît après mortification des cellules de la thèque lignifiée; il s'agirait, en quelque sorte, de la réaction habituelle de la plante à une blessure.

En définitive se retrouvent comme dans toutes les autres cécidies des phénomènes de multiplication cellulaire et d'hypertrophie cellulaire et nucléaire, ainsi que l'absence de figures de mitose anormales. Il faut ici encore admettre l'existence d'une substance émise par le parasite en cours de développement, substance qui diffuse dans les cellules avoisinantes et provoque la réorganisation de ces dernières en fonction de sa concentration.

VIII.- DIPTEROCECIDIE d'OLIGOTROPHUS CAPREAE Winn. sur SALIX CINEREA L.

Cette cécidie, due comme la précédente à un Oligotrophus, a été recueillie dans la vallée de Chevreuse, dans les bois qui bordent la route de St Rémy les Chevreuse à Chevreuse (S. et O.)

I° RECHERCHES ANTERIEURES .

La cécidie d'*Hormomya capreae* Winn. (*Oligotrophus capreae* Winn.) est décrite dans la thèse de Focke (1896) en même temps qu'est donnée une courte bibliographie . L'auteur étudie sa morphologie, les phénomènes qui précèdent l'apparition de la galle et son développement, enfin la structure de la galle adulte. Il constate que " les deux parenchymes lacuneux et en palissade, sont remplacés par un tissu homogène qui participe plutôt de ce dernier et qui est formé de grandes cellules disposées en séries linéaires et perpendiculaires à la surface de la galle ". " La région centrale, la galle proprement dite, est comme enchassée dans l'anneau foliaire hypertrophié avec lequel elle prend contact au niveau des faisceaux ". L'auteur décrit l'épiderme gallaire aux cellules seulement hypertrophiées, doublé intérieurement d'une couche de cellules à parois fines, puis vient la gaine protectrice que l'on rencontre des deux côtés de la galle, et qui garnit le pourtour de l'orifice gallaire. Elle se relie aux faisceaux conducteurs dans sa région équatoriale. Enfin le parenchyme

central ou médullaire peut se diviser en deux zones qui passent insensiblement de l'une à l'autre. La zone externe plus épaisse est formée par des cellules polyédriques, à paroi mince, à protoplasma riche en eau et dont le noyau a disparu. La zone interne peut être considérée comme le tissu nutritif de la galle; elle est constituée par des cellules polyédriques à cloisonnement plus régulier que les précédentes, avec un noyau et une réserve amylacée abondante. La dernière rangée, la plus interne, qui tapisse la cavité gallaire, se distingue à peine des autres cellules nutritives". La cavité larvaire est " au début largement couverte et limitée par l'épiderme inférieur à peine modifié. Elle a, à ce moment, la forme d'une cuvette, au fond de laquelle vit la larve nullement protégée par les tissus foliaires qui ne sont pas encore hypertrophiés. Plus tard, par suite du cloisonnement de la zone génératrice, les bords de cette cuvette se rapprochent et la larve est complètement enfermée dans une cavité dont les parois se moulent sur son corps. L'hypertrophie des tissus continuant à se produire, la loge gallaire se trouve prolongée par un fin canal dont les bords sont accolés l'un à l'autre et qui s'ouvre à l'extérieur dans un infundibulum assez vaste. A ce stade la larve n'est plus en communication directe avec l'extérieur. L'air lui arrive néanmoins du dehors en pénétrant dans l'intervalle des cellules qui bordent le conduit gallaire ". Ces cellules seront détruites lors de la libération de la larve qui alors se métamorphose.

Küster la décrit aussi du point de vue anatomique.

Maresquelle cite également cette cécidie dans un travail paru en 1935, mais il s'y intéresse en fonction des problèmes généraux de la cécidogénèse.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) morphologie externe.

Cette zoocécidie, due au Cécidomyide *Oligotrophus capreae* Winn. traverse la feuille de *Salix cinerea* L. et fait saillie de part et d'autre du limbe en deux bombements dont le plus accentué se situe du côté de l'épiderme inférieur; elle s'ouvre d'ailleurs sur cette face par un orifice arrondi porté au sommet du bombement. A peu près globuleuse et de dimensions beaucoup plus faibles que celle d'*Oligotrophus tiliae* - elle mesure plutôt moins d'un mm en hauteur et guère plus d'un mm de diamètre - cette galle de couleur jaunâtre est rarement isolée, mais le plus souvent associée à quatre ou cinq autres cécidies, sur la feuille, au contact d'une nervure.

b) en coupe

En coupe longitudinale la cécidie se révèle formée de deux parties, l'une englobant l'autre (PL. VII fig. 10) :

+ une partie périphérique, la moins importante en volume, formée de cellules allongées perpendiculairement au limbe et généralement riches en tanin.

+ une partie centrale, plus développée, de forme globuleuse ou

subglobuleuse, entourée, à son contact avec la partie périphérique par une coque sclérifiée. C'est au sein de cette partie centrale qu'est logé le parasite.

3° ETUDE ANATOMIQUE.

a) de la feuille normale.

La feuille normale présente un épiderme supérieur aux cellules allongées, de grande taille, cutinisées, puis un parenchyme palissadique aux cellules rectangulaires disposées en deux assises, un parenchyme à cellules rondes, laissant entre elles des méats, rarement de petites lacunes, enfin un épiderme inférieur aux cellules moins grandes et moins allongées que celles de l'épiderme supérieur.

b) étude de la cécidie.

Comme on l'a vu dans la description de la coupe longitudinale, la structure de la cécidie rappelle celle d'Oligotrophus tiliae sur le Tilleul. On y retrouve, en effet, une partie périphérique aux cellules allongées perpendiculairement au limbe, riches en tanin, et une partie centrale constituée essentiellement par le tissu nourricier et renfermant le parasite. Il ne sera donc nécessaire de décrire ici que les particularités nouvelles à cette cécidie.

La première est la présence, tout autour du tissu nourricier et l'englobant totalement, d'une coque sclérifiée. Cette coque est constituée par 6 ou 8 assises de cellules courtes mais fortement lignifiées; on aperçoit nettement, dans la membrane traversée par les canalicules d'échanges, les stries concentriques correspondant aux dépôts successifs de lignine; la cavité cellulaire réduite renferme encore du cytoplasme et parfois du tanin. Cette coque est d'épaisseur irrégulière et s'amincit tout particulièrement au niveau de l'ouverture de la galle où elle peut même disparaître laissant alors le tissu nourricier directement au contact du milieu extérieur.

C'est au voisinage de cette coque lignifiée que semble se placer - au moins dans la région supérieure de la "partie centrale" - la zone prolifératrice; mais dans les échantillons âgés qui ont pu être, seuls, étudiés, elle se dégage moins nettement de l'ensemble que dans la cécidie précédente, car les cellules perdent en partie leur allure caractéristique. Il n'en reste pas moins que, dans l'ensemble, les files cellulaires sont perpendiculaires au limbe et parallèles entre elles, comme dans l'exemple précédent.

Une autre particularité intéressante est la présence au voisinage de cette coque sclérifiée, du côté interne et sur une faible épaisseur, d'éléments vasculaires relativement courts, du type rayé ou réticulo-rayés et qui, sur une faible épaisseur, se relie au faisceau libéroligneux le plus proche par des vaisseaux du même type. Ces éléments conducteurs traversent la coque lignifiée et sont, dès leur sortie et jusqu'au faisceau libéro-ligneux, entourés par de longues cellules scléreuses qui, partant elles-mêmes de la coque lignifiée

et, se rattachant aux éléments scléreux du faisceau libéroligneux, leur forment une sorte de gaine protectrice. Comme il semble que la coque sclérifiée soit présente très tôt dans la cécidie, elle isolerait très vite le tissu nourricier du reste de la feuille; les éléments conducteurs lignifiés qui doublent intérieurement cette coque semblent compenser cet isolement et apportent ainsi au tissu nourricier les éléments nutritifs qui sont nécessaires à son développement et à ses synthèses. Enfin comme la cécidie est généralement voisine d'une nervure elle perturbe la constitution du faisceau libéro-ligneux qui perd de sa régularité et se lignifie davantage; elle entraîne également l'hypertrophie des cellules placées entre ce faisceau et l'épiderme inférieur.

La cécidie s'ouvre à sa partie inférieure par un orifice à peu près rond, creusé dans la coque sclérifiée et l'épiderme, et au-dessus duquel se place le tissu nourricier, incomplètement protégé par une lame sclérifiée de faible épaisseur; cet orifice se continue jusqu'à la chambre larvaire par un goulot assez mal obturé par des bourgeonnements irréguliers de la paroi; par cet orifice le parasite sortira après avoir digéré le tissu nourricier.

En résumé la présence d'une coque sclérifiée précocement formée donne une allure particulière à la cécidie, isole le tissu nourricier de l'ensemble et entraîne l'annéof ormation de vaisseaux entre la partie nourricière de la cécidie et le reste de la feuille.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

Pas davantage que dans la cécidie précédente on ne peut signaler d'atypies mitotiques. Le noyau, pourvu de nombreux chromocentres et d'un nucléole, reste du type aréiculé, mais présente dans le tissu nourricier une augmentation de volume consécutive à une synthèse intranucléaire directe de chromatine. La cellule est d'autant plus riche en cytoplasme qu'elle joue un rôle plus actif - c'est le cas du tissu nourricier - et par ailleurs la présence de tanin dans les cellules de la partie périphérique est un point de ressemblance de plus entre les deux cécidies d'Oligotrophus étudiées.

Le chondriome, difficile à voir semble formé de courts batonnets et de grains comme dans les cellules normales.

5° LE PARASITE .- FORMATION DE LA CECIDIE .

Les hypothèses formulées précédemment sont dans l'ensemble applicables ici.

IX.- DIPTEROCECIDIE d'OLIGOTROPHUS SOLMSII Kieff sur VIBURNUM LANTANA L.

1° RECHERCHES ANTERIEURES .

Cette cécidie, ramassée dans la région parisienne et

lyonnaise, est due à un autre *Oligotrophus*: *O. Solmsii* Kieff. Connue par Réaumur, elle est étudiée en particulier par Kieffer J.J. qui, dans son article, décrit l'insecte et la galle, et fournit une liste d'indications bibliographiques.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE.

L'*Oligotrophus Solmsii* Kieff parasite *Viburnum Lantana* L. et forme, sur ses feuilles, des pustules arrondies, de 1 à 2 mm de diamètre, faiblement saillantes, et dont la face supérieure vire au brun sombre ou marron alors que le côté opposé reste brun pâle. Ces cécidies, localisées aux abords ou placées au contact des nervures, sont nombreuses et le plus souvent groupées; elles portent des poils analogues à ceux de la feuille normale; poils tecteurs curieux avec leurs nombreuses cellules rayonnant autour d'un pédicelle court, et aussi petits poils sécréteurs.

En coupe la cécidie montre une paroi supérieure plus bombée et plus épaisse que l'inférieure et entre elles, les séparant, s'intercale une cavité larvaire allongée répétant le contour extérieur de la cécidie. Le parasite occupe cette vaste cavité, le corps pareillement allongé.

3° ETUDE DE LA CECIDIE.

Dans la feuille normale le mésophylle, protégé par l'épiderme supérieur formé de grandes cellules recouvertes d'une cuticule lisse, et par l'épiderme inférieur aux cellules plus petites et à la cuticule parfois striée, comprend un parenchyme palissadique à une seule rangée de cellules et un parenchyme lacuneux aux cellules de formes diverses, écartées par de vastes lacunes.

Cette structure ne sera que faiblement modifiée dans la cécidie elle-même. Comme le montre la figure II PL.VII, dessinée au voisinage du parasite, on retrouve, sous l'épiderme supérieur ayant conservé ses grandes cellules, un parenchyme palissadique d'une seule assise mais dont les cellules sont plus larges que les cellules normales correspondantes, puis, en dessous les premières assises du parenchyme lacuneux, au-travers desquelles circulent les éléments conducteurs; dans ces assises les cellules sont plus grandes que les cellules normales et aussi un peu plus nombreuses, plus serrées; les lacunes ont presque entièrement disparu. En bordure de la cavité ces cellules s'agrandissent encore et tendent à bomber leur membrane libre ou encore à s'arrondir; certaines sont déjà séparées et montrent par leur contour irrégulier qu'elles sont en voie d'altération. La cavité est limitée vers le bas par une seule couche de cellules - en général - qui offrent le même aspect que les cellules bordantes et tirent aussi leur origine du parenchyme lacuneux. Cette assise forme avec l'épiderme sous-jacent, aux cellules plus petites que celles de l'épiderme opposé et qui possèdent une cuticule finement striée, la paroi inférieure de la cécidie.

Aux extrémités, le passage de la feuille normale

vers la cécidie se fait presque entièrement par le parenchyme lacuneux dont les cellules plus nombreuses et arrondies, plus grandes aussi, épaississent progressivement le limbe; dans les cécidies âgées, à ce niveau, les cellules du parenchyme palissadique peuvent se dédoubler et en même temps s'étirer perpendiculairement au limbe, rappelant la structure de la partie périphérique des deux galles précédentes d'Oligotrophus.

Cependant, même dans les échantillons où le parasite n'est encore que peu développé, il n'a pas été possible de retrouver un tissu nourricier analogue à celui des deux cécidies précédentes. Il semble bien que ce sont les cellules du parenchyme lacuneux qui correspondent à ce tissu et remplissent sa fonction; cette hypothèse s'appuie sur le fait que le parasite est plongé au sein de ce parenchyme d'une part et, d'autre part, comme il a été dit plus haut, que certaines cellules séparées du reste de la paroi prennent un aspect altéré. Cette hypothèse est d'ailleurs appuyée par les observations de Hieronymus pour qui le tissu nourricier de la larve est formé de cellules du parenchyme lacuneux; la cavité larvaire prend naissance par séparation de ces cellules entre la première et la seconde couche; il s'ensuit que la paroi de la galle est composée, du côté inférieur par l'épiderme de la feuille et les cellules adjacentes du côté supérieur par l'épiderme, le parenchyme palissadique et quelques cellules du parenchyme lacuneux (I).

L'étude cytologique ne révèle pas de faits bien particuliers. Les noyaux normaux sont riches en chromatine, du type réticulé, avec de nombreux chromocentres de grosseurs diverses; il n'y a qu'un seul nucléole. Les noyaux gallaires montrent des dimensions un peu supérieures aux dimensions normales; leur forme est plus allongée au lieu d'être arrondie. Ils sont plus riches en chromatine dans les cellules avoisinant la cavité gallaire. Les figures de mitose sont banales; enfin le cytoplasme est plus abondant dans les cellules de la paroi gallaire que dans le limbe normal; on remarque aussi dans les cécidies âgées que les cellules de la paroi supérieure, surtout les cellules palissadiques, sont plus riches en tanin que celles de la paroi inférieure.

Le chondriome, également difficile à voir, paraît semblable au chondriome normal.

En définitive la structure de la cécidie âgée est simple et suppose une hyperplasie très limitée mais par contre une hypertrophie plus intense; enfin on y retrouve, point commun avec les deux autres cécidies d'Oligotrophus, dans la zone correspondant à la région périphérique, la polarité d'allongement des cellules, étirées perpendiculairement au limbe. La cécidie doit s'ouvrir par rupture de la paroi inférieure desséchée.

(I) d'après Kieffer J.J. - Küster est du même avis.

APERÇU SUR LES DIPTÉROCECIDIES.

Les Diptéroécidies montrent, à côté de formes encore simples, des types d'organisation plus élevée que les Hémiptéroécidies et les Acarocécidies.

Au point de vue morphologique si l'on retrouve des formes déjà rencontrées dans les groupes précédents, comme l'enroulement du bord de la feuille (*Perrisia affinis* sur *Viola*), se présentent aussi des écidiées d'allure plus compliquée. C'est ainsi que l'acrocécidie de *Perrisia Lychnidis* sur *Lychnis dioica* fait intervenir un certain nombre de feuilles autour du bourgeon terminal de la tige, que *Putoniella marsupialis* sur *Prunus spinosa* et *Perrisia fraxini* sur *Fraxinus excelsior* engendrent des écidiées d'une forme plus nettement définie, analogues à une gousse. C'est un épaississement de la tige accompagné de la néoformation de poils ayant la valeur de racines adventives pour *Mayetiola poae* sur *Poa nemoralis*; c'est une masse globuleuse portée d'un seul côté du limbe pour *Perrisia urticae* sur *Urtica dioica*, ou traversant la feuille comme pour *Oligotrophus capreae* sur *Salix caprea*; la écidiée peut être aplatie (cas d'*Oligotrophus Solmsii* sur *Viburnum lantana*) ou présenter enfin un aspect plus particulier encore, celui d'une sorte d'obus pour *Oligotrophus Reaumurianus* sur *Tilia sylvestris*.

Lorsqu'on envisage les Insectes relevant du même genre (c'est le cas des divers *Perrisia* et des *Oligotrophus*) on remarque que les aspects peuvent être analogues ou disparates. Dans le genre *Oligotrophus* les trois écidiées ont comme un air commun: emplacement au milieu du limbe, forme globuleuse ou subglobuleuse, cavité larvaire située au centre de la néoformation, etc. Par contre, chez les *Perrisia* les aspects sont très différents. *Perrisia affinis* ne provoque qu'un simple enroulement des feuilles tandis que *Perrisia urticae* engendre une écidiée globuleuse, que *Perrisia Lychnidis* empêche les jeunes feuilles de la tige de s'étaler tandis que *Perrisia fraxini* se loge dans une galle en forme de gousse. Les insectes appartenant au même genre ne produisent donc pas forcément la même forme de écidiée; cependant il faut remarquer que toutes ces Diptéroécidies sont ouvertes, même celles qui sont les plus évoluées au point de vue forme et au point de vue histologique ou cytologique. Notons au passage les néoformations si curieuses des écidiées de *Mayetiola poae*, ces poils qui ont la valeur de racines adventives. Il faut d'ailleurs remarquer que, comme toujours, la forme de la écidiée dépend en partie du lieu de développement des larves; si c'est en bordure la feuille s'enroule, si c'est en plein limbe elle se creuse en gouttière, ou bien par croissance de tissus nouveaux enveloppe totalement ou presque la larve en voie de développement. L'insecte vecteur influe donc sur la morphologie de la écidiée mais indirectement, par une sorte d'atavisme qui lui fait déposer ses oeufs toujours au même endroit de la feuille, d'où un type de écidiée qui lui correspond.

Au point de vue histologique, dans les écidiées étudiées les parenchymes foliaires spécialisés disparaissent; on ne retrouve dans aucune d'entre elles le parenchyme palissadique ou le parenchyme lacuneux. Mais dans la plupart des écidiées adultes

l'hyperplasie se poursuit encore au contact de la larve en voie de développement tandis qu'au delà et progressivement les cellules s'hypertrophient; alors s'observent deux zones: l'une au contact du parasite, formée de cellules se divisant, l'autre externe, formée de cellules hypertrophiées. Ce cas simple, avec des différences bien nettes entre les cellules des deux zones, s'observe dans la cécidie de *Perrisia affinis* sur *Viola*, avec des variantes chez *Putoniella marsupialis* sur *Prunus spinosa*, *Perrisia urticae* sur *Ortica dioica* et même *Mayetiola poae* sur *Poa nemoralis*; mais dans d'autres galles d'une part les différences de taille entre cellules des deux zones sont moins marquées et d'autre part se créent dans la paroi des différenciations beaucoup plus poussées. On voit par ex. dans les cécidies d'*Oligotrophus Reaumurianus* et de *Perrisia fraxini* le tissu nourricier se séparer nettement de tout le reste de la cécidie par une enveloppe lignifiée, parfois deux; cette enveloppe lignifiée reste en contact avec les éléments conducteurs ou les laisse passer. Tissu nourricier, cavité gallaire, gaines lignifiées sont alors bien individualisés: on peut donner à cet ensemble tissulaire qui entoure directement le parasite le nom de loge gallaire. Cependant ces cécidies quel que soit leur mode de formation (enroulement, repliement, enveloppement) restent ouvertes (soit par la présence d'un fin canal, soit par une fente d'ouverture) et le tissu lignifié n'entoure pas complètement le tissu nourricier .

Au point de vue cytologique on n'a jamais pu mettre en évidence de mitoses anormales. Toutes les fois où des divisions cellulaires ont été observées elles se sont révélées normales; de plus elles se poursuivent à peu près seulement au niveau du tissu qui, vu son emplacement, a été qualifié de tissu nourricier, tandis qu'en général s'exerce au-delà un effet hypertrophiant qui intéresse à la fois la cellule et le noyau, tout en se portant avec plus d'intensité sur la première que sur le second . La plupart des cécidies montrent pour ces noyaux de grande taille un type de structure analogue à celui du noyau normal; mais il semble que dans les noyaux réticulés âgés le réseau soit plus net tandis que dans les noyaux aréticulés apparaît sur le fond nucléaire une sorte de réticulum non coloré qui peut n'être qu'un artéfact formé aux dépens du suc nucléaire; les chromocentres dont le nombre ne paraît pas avoir varié ou peu deviennent plus gros; le nucléole lui-même devient volumineux et les chromocentres nucléolaires augmentent eux-aussi de volume . Il est hors de doute qu'au niveau de ces noyaux a lieu une synthèse intranucléaire de chromatine; dans certains cas (poils par ex.) la structure du noyau subit quelques changements et il apparaît des éléments qui rappellent les chromosomes mais en beaucoup plus large (synthèse intranucléaire indirecte). Une augmentation de volume du suc nucléaire, d'autant plus intense que le noyau est plus éloigné du parasite, accompagne plus ou moins fortement l'accroissement de chromatine . Ces deux mécanismes seraient à l'origine de l'hypertrophie des noyaux en l'absence de figures de mitose anormales qui auraient pu en expliquer autrement la formation.

Toutefois, en ce qui concerne la présence de gros noyaux dans la zone externe, certaines cécidies font exception à la règle; ce sont celles où le tissu nourricier est nettement isolé du reste de la paroi, en particulier la cécidie de *Perrisia fraxini*

et celle d'*Oligotrophus Réaumurianus*. C'est dans le tissu nourricier, au voisinage même du parasite, que se rencontrent ici les plus gros noyaux et non au-delà. C'est donc, du moins en apparence, une action inversée qui se produit dans ces galles: la synthèse intranucléaire de chromatine et l'action hypertrophiante sur le suc nucléaire ont lieu au voisinage même de la cavité parasitaire, dans le tissu nourricier.

Ces deux sortes de galles, déjà particulières par leur structure histologique, le sont aussi par leurs aspects nucléaires; toutefois, ici comme ailleurs, on n'a pû mettre en évidence d'altérations mitotiques: le noyau s'hypertrophie directement. Les cécidies les plus évoluées au point de vue anatomique sont aussi celles où l'on observe des aspects cytologiques nouveaux.

Comme toujours les cellules riches en cytoplasme sont voisines du parasite: il y a synthèse de matière vivante à son contact. Le chondriome n'est pratiquement pas modifié et les poils gallaires dans beaucoup de cas subissent, à un haut degré, l'hypertrophie nucléaire et cellulaire classique, se montrant plus sensibles que les autres cellules épidermiques. Nous avons déjà admis que l'action gallaire s'exerçait par l'intermédiaire d'une substance émise par le parasite au cours de son développement. Cette substance agirait, comme dans les cécidies précédentes, de façon différente suivant sa concentration, provoquant soit une hyperplasie (aux concentrations les plus élevées) soit une hypertrophie cellulaire (aux faibles concentrations); mais ici s'intercalerait, entre ces deux zones de concentrations, une zone intermédiaire où aurait lieu la synthèse intranucléaire de chromatine; dans la plupart des cas celle-ci se fait de manière uniforme mais chez *Perrisia fraxini* il semble bien que la synthèse intranucléaire de chromatine est d'autant plus forte que la concentration intermédiaire est, dans sa propre zone, plus élevée; ce qui expliquerait la présence de gros noyaux en bordure de la cavité parasitaire. Quant aux *Oligotrophus*, en particulier *O. Reaumurianus*, leur cécidie est encore plus complexe. Il faut noter ici que le tissu nourricier est mangé par la larve; les cellules disparaissent et la cavité gallaire s'agrandit; en même temps se terminent les processus métaboliques qui font des cellules restantes des cellules riches en cytoplasme et à gros noyau. Rappelons que pour toutes les Diptéroécidies l'hypertrophie cellulaire est bien plus importante que l'hypertrophie nucléaire: c'est le cas ici comme ailleurs. Ces galles sont intéressantes non seulement par leur structure mais, comme nous le verrons, en tant que types de passage vers des formes plus évoluées.

En ce qui concerne la nature de la substance agissante on est en droit de penser qu'elle peut différer suivant le type de cécidie qu'engendre l'insecte. Ainsi pour les *Perrisia* sauf *Perrisia fraxini* le stimulus est probablement le même ou est très voisin; tandis que pour le dernier il est différent de tous les autres; la cécidie qu'il engendre est en effet très particulière; il va de soi que lorsqu'il s'agit de genres différents, dont les cécidies sont différentes, la nature de la substance est différente également.

On voit que ces Diptéroécidies rappellent les Hémip-
térocécidies et même les Acarocécidies mais elles s'en séparent par
la synthèse intranucléaire de chromatine qui se produit dans leur
noyau et quelquefois par une structure anatomique plus évoluée. D'au-
tre part, certaines modifications plus profondes font de quelques
unes d'entre elles des types nouveaux, en particulier au point de
vue nucléaire; néanmoins ce sont toujours des écidiées qui restent
ouvertes pendant le développement de la larve.

CHAPITRE III .- ZOOCECIDIES D'INSECTES

3° PARTIE

HYMENOPTEROCECIDIES

RESUME DES TRAVAUX ANTERIEURS EFFECTUES SUR DES HYMENOPTEROCECIDIES

NON ETUDIEES.

Les cécidies d'Hyménoptères ont suscité de nombreuses publications tant pour elles-mêmes que pour leurs agents vecteurs; celles des Cynipides ont tout particulièrement intéressé les chercheurs et de nombreuses monographies en ont été publiées.

Le travail de Lacaze-Duthiers (1853) s'occupe évidemment de quelques cécidies d' Hyménoptères mais, comme toujours, il s'agit d'un travail descriptif et anatomique . Le travail de Prilieux en 1876 porte sur des galles de Chêne pour lesquelles l'auteur ne donne pas le nom de l'insecte vecteur. Il en étudie le développement et la structure et observe une hypertrophie et une hyperplasie cellulaire; il note la présence dans toutes ces galles d'un tissu nourricier: " au voisinage immédiat de l'oeuf de l'insecte se forme toujours une couche spéciale, qui par son aspect et sa composition, diffère de toutes les autres et qui ne fait jamais défaut. Elle est formée de cellules minces à peu près sphériques, peu pressées les unes contre les autres et que remplit une matière granuleuse, opaque, de nature azotée, qui sert à l'alimentation des larves A l'extérieur de cette couche alimentaire s'organisent diverses zones de tissus qui se développent de façon différente, selon les espèces de galles ". Il observe tout particulièrement pour la première galle qu'il étudie, et qui doit être celle de *Neuroterus vesicator*, dans les cellules " grosses, globuleuses ", du tissu nourricier " un noyau très grand avec un nucléole "; il écrit de même pour la seconde : " au milieu de ce plasma granuleux se voient de très gros noyaux munis de nucléoles; ils sont plus gros dans cette couche que dans toutes les autres". Dans la troisième galle, qui paraît correspondre à celle d'*Andricus curvator* l'auteur écrit : " la zone où la larve va trouver sa nourriture est identique à la couche alimentaire que nous avons déjà signalée dans toutes les autres galles ". A la fin de son article il tire des conclusions générales sur le mode de formation de ces galles. Il écrit en particulier que les " cellules voisines de la blessure grandissent et se multiplient par cloisonnement ". Il y a formation dans la première phase " aux dépens du tissu normal de la plante d'un tissu primordial morbide qui entoure l'oeuf du parasite". Se produiront plus tard les différenciations propres aux diverses

galles. Il est certainement intéressant de souligner ici la notion de " tissu primordial " qui correspond au " gallplastem " de Beyerinck mais lui est antérieure. Ce travail marque un net progrès sur celui de Lacaze-Duthiers; cependant les observations cytologiques restent encore sommaires.

Le travail important de Beyerinck sur les galles de Cynipides date de 1883. L'auteur qui s'étend longuement sur la formation des insectes, sur le dépôt des oeufs à l'intérieur de l'organe par piqure de la tarière ou en surface seulement, sur le mode de formation des galles, leur structure anatomique, ne s'occupe pas des aspects cytologiques de la question. C'est à lui que l'on doit le terme de " gallplastem " qui correspond au tissu indifférencié qui, présent au début de la galle, engendre ensuite toutes les différenciations gallaires. Il est bon de rappeler que Prillieux avait en d'autres termes désigné ce tissu: " tissu primordial morbide ". D'ailleurs Beyerinck renvoie à Prillieux pour tout ce qui concerne les divisions cellulaires. A noter cependant qu'au sujet du tissu nourricier il écrit que les cellules sont d'autant plus grandes qu'elles sont plus proches de la cavité de l'oeuf; elles renferment alors un " joli noyau " avec des corpuscules.

Fockeu consacre les deux premiers chapitres de sa thèse de médecine (1889) à un aperçu historique et à l'utilisation des galles en médecine, puis le troisième à l'étude des galles du Chêne provoquées par les Cynipides appartenant aux genres Neuroterus, Dryophanta, Biorrhiza. Il décrit ainsi un certain nombre de types gallaires mais s'intéresse surtout à leur anatomie: il n'est nulle part question de division ou de structure de noyaux.

L'article de Gain (1894) qui décrit la galle de Chondrilla juncea due à un Cynipide du genre Aulax, celui de Fockeu sur les cécidies orientales (1897) qui renferme quelques descriptions d'Hyménoptéroécidies ne mentionnent pas les transformations cytologiques de ces néoformations.

Molliard décrit en 1899 la galle de l' Aulax papaveris sur Papaver dubium. La capsule est perforée au moment de la ponte et l'oeuf, déposé à la surface de la lame placentaire, détermine " l'hypertrophie locale du tissu parenchymateux constituant cette lame; il se produit une division active et dans tous les sens des cellules, et par suite l'épaississement du placenta dans la région considérée "; celui-ci se soude intimement à d'autres placentas ayant subi les mêmes effets, au point qu'il est " absolument impossible de provoquer mécaniquement la séparation de ces différents placentas hypertrophiés, même sur une coupe pratiquée transversalement ". Les capsules attaquées renferment alors " un tissu semblable à du tissu médullaire, résistant, blanc, dans lequel se trouve un nombre assez variable, mais souvent compris entre 20 et 30, de loges elliptiques ". Au contact de la larve se différencie le tissu nourricier " constitué par 6 à 8 assises de cellules ayant dans toutes les directions un diamètre d'environ 45 microns, leur noyau mesure en moyenne 13 microns et présente deux gros nucléoles ". L'anneau scléreux qui entoure le tissu nourricier " est constitué

par des cellules à parois épaissies, lignifiées, à ponctuations nombreuses; leur protoplasma est réduit et leur noyau mesure 3/10 microns... Les vaisseaux du bois sont en relation avec les cellules de l'anneau de sclérenchyme... Le reste des placentas garde la structure de parenchyme; ses cellules sont relativement très grandes (150/250 microns) ainsi que leur noyau (30 microns) qui présente ordinairement un seul nucléole ". Ce parenchyme est appelé à se lignifier. Il n'est pas question dans ce travail de mitoses anormales et même l'auteur montre que le noyau du tissu nourricier est plus petit que le noyau des parenchymes; néanmoins cette cécidie renferme comme toutes les hyménoptéroécidies des différenciations tissulaires très marquées.

Dans sa thèse (1903) Houard étudie quelques Hyménoptéroécidies, mais comme toujours c'est surtout leur structure anatomique qui retient son attention ; toutefois il signale, pour le tissu nourricier, la présence de grandes cellules riches en protoplasme avec des noyaux hypertrophiés. Citons par ex. ce qu'il écrit du tissu nourricier de la galle de *Plagiotrophus fusifex* Mayr sur *Quercus coccifera* L. : " Enfin la cavité larvaire est bordée par de nombreuses cellules allongées qui proviennent du fonctionnement de l'assise génératrice et qui se sont disposées en files rayonnantes autour de cette cavité. Elles sont en général cloisonnées plusieurs fois et contiennent un protoplasme dense et de gros noyaux hypertrophiés, constituant ainsi pour la larve un véritable tissu nourricier". Les mêmes observations se retrouvent - pour celles dues aux Hyménoptères - dans son travail sur les acrocécidies publié en 1904 .- En 1907 Darboux et Houard font paraître un ouvrage général sur les galles de Cynipides, intéressant par les illustrations abondantes dues au talent de Giraud, mais qui ne comporte pas d'indications cytologiques. Küster (1911) traite, au cours des divers chapitres de son livre, de plusieurs galles d'hyménoptères, mais s'il s'intéresse à leur forme, à leur structure et à leur développement, il laisse pratiquement de côté le point de vue cytologique . Il admet que les galles d'hyménoptères présentent des différenciations très poussées (tissu nourricier, gaines lignifiées, etc.).

Weidel (1911) publie une étude sur le développement et l'anatomie comparée des galles de Cynipides du Chêne. Il décrit, en particulier, les différents types de sclérenchyme que l'on trouve dans ces galles, mais leur cytologie est étudiée d'une manière superficielle: il signale l'hypertrophie et l'hyperplasie des cellules ; quant à la mitose, en particulier dans les cellules de la région moyenne qui donneront le tissu nourricier, l'auteur paraît penser qu'elle se déroule normalement.

Cosens étudie divers types de cécidies dues aux Hyménoptères (1912) et en fait la description anatomique . La caractéristique des galles de *Pontania*, d'après l'auteur, est une abondante prolifération cellulaire accompagnée d'une faible différenciation des cellules; pour celles dues aux Cynipides l'auteur admet trois zones au moins de tissu sinon quatre. Les trois zones qui existent toujours sont : l'épiderme, le parenchyme, la zone nutritive; la quatrième zone est la zone sclérenchymateuse ou de protection. Il note que le développement de cette zone protectrice est très

variable même dans un genre donné; par ex. les cécidies de *Rhodites gracilis* et *R. bicolor* n'en possèdent pas, mais celles de *R. ignotus* en a deux. Au point de vue cytologique il signale que le cambium de la galle de *Dryophanta palustris* engendre le tissu nourricier par mitose et que des mitoses se retrouvent aussi dans la zone parenchymateuse; toutefois dans le tissu nourricier il signale des amitoses. Les figures qu'en donne l'auteur concernent surtout des noyaux lobulés, très irréguliers de forme, dont il est difficile de dire qu'ils sont en voie d'amitose réelle. D'ailleurs, il ne parle nulle part de cellules plurinuclées dans le tissu nourricier, en dehors de cas de fragmentation. Il consacre un très court chapitre à la cytologie des galles dans lequel il indique que, d'une manière générale, les mitoses sont régulières, banales.

Molliard, en 1921, étudie, dans la Revue générale de Botanique, la cécidie qu'*Aulax minor* engendre sur les capsules de *Papaver Rheas*. Il décrit les aspects divers de cette galle, son développement et la compare à celle que provoque *Aulax papaveris* sur *Papaver dubium* déjà résumée plus haut. Nous relevons au passage les indications suivantes qui nous paraissent intéressantes: "l'ovule ou les ovules, sur lesquels se trouve l'oeuf, subit une rapide hypertrophie et de ce fait les contacts de l'oeuf ou de la jeune larve avec les ovules voisins du même placenta ou du placenta voisin se multiplient; la larve est ainsi bientôt enfermée dans une cavité délimitée par les différents ovules qui sont étroitement appliqués dans toutes les autres régions et forment ainsi une masse compacte autour de la loge... Il se constitue autour de la larve un tissu nourricier, dont la formation est d'ailleurs absolument indépendante de l'origine variée des cellules primitives, et plus extérieurement un tissu parenchymateux très aqueux; ces deux zones sont du reste absolument semblables à celles qui se forment dans la galle de l'*A. papaveris*". Il précise ensuite l'origine du tissu nourricier: "on voit qu'autour des jeunes larves les téguments s'hypertrophient, et un examen attentif montre que c'est avant tout le tégument externe qui divise ses cellules; celles-ci se multiplient par de rapides caryocinèses s'effectuant dans tous les sens, et leur contenu apparaît comme très dense, avec un volumineux noyau... le tissu nourricier est identique à celui de la galle d'*A. papaveris* en ce qui concerne ses caractères histologiques; ce sont ceux d'ailleurs de la plupart des cécidies: éléments volumineux présentant un gros noyau et un protoplasme dense; les plus voisins de la loge offrent fréquemment des phénomènes de chromatolyse; dans la masse protoplasmique on reconnaît alors une série de corps colorables à la manière du noyau et qui résultent d'une fragmentation irrégulière de celui-ci. Plus tard "il se différencie vers l'extérieur de la galle un tissu scléreux qui subsiste finalement seul pour former l'enveloppe de la nymphe". Ce travail intéressant de Molliard met en évidence la formation du tissu nourricier aux dépens de cellules qui se divisent par caryocinèse.

Un travail important de Kostoff et Kendall paraît en 1929. Les auteurs étudient plusieurs types de cécidies dues à des Cynipides, les décrivent au point de vue anatomique et font allusion à la présence dans le tissu nourricier de gros noyaux dans

des cellules hypertrophiées riches en cytoplasme. Résumons par ex. ce que les auteurs écrivent du tissu nourricier de *Neuroterus bac-carum* forme *bisexualis* Kins sur *Quercus alba*: la zone nutritive limite la cavité larvaire; les cellules de cette zone (8 à 10 assises ici) sont caractérisées par un protoplasme plus riche et par une augmentation des dimensions des noyaux et des nucléoles. Les assises cellulaires situées le plus près de la cavité larvaire sont dirigées radialement, et quelques-unes de leurs cellules renferment des noyaux à des stades divers de fragmentation; des restes d'autres cellules à des stades avancés de dissolution bordent la cavité larvaire. Il semble que les membranes des cellules situées les plus près de la cavité subissent une dissolution graduelle après que le contenu ait été utilisé. Les auteurs décrivent donc dans les cellules situées près du parasite une fragmentation nucléaire et enfin la dissolution de ces cellules. En dehors de l'hypertrophie des cellules et des noyaux ils observent aussi des cellules binucléées dans les tissus mécaniques et même dans le parenchyme situé au-delà de la zone nutritive. Les divisions sont indirectes, mais elles peuvent être modifiées par le stimulus externe, de sorte que la séparation et le déplacement des chromosomes est retardé; ceux-ci reforment deux noyaux quiescents sans qu'apparaisse la nouvelle membrane. Les auteurs établissent des comparaisons avec d'autres néoformations (cancer, nodosités des plantes, etc.) Leur article se termine par des considérations générales sur la cécidogénèse sur lesquelles nous reviendrons plus tard. Ce travail marque de réels progrès sur les travaux antérieurs au point de vue cytologique, mais il reste cependant bien incomplet car les auteurs ne font que décrire brièvement le noyau et la mitose; on sent que leur intérêt s'est surtout porté sur les problèmes de la cécidogénèse.

Ross consacre plusieurs chapitres de son traité aux galles de Cynipides et les considère comme les plus perfectionnées. Il décrit tout d'abord le cycle de l'insecte qui présente deux générations successives, l'une comprenant des individus des deux sexes, l'autre seulement des femelles parthénogénétiques. Les deux générations produisent des galles, mais différentes. La galle, dit-il est désignée sous le nom de l'insecte qui en sort et non par celui de l'insecte qui a piqué la plante. Dans certains cas on ne connaît pas les deux générations et on ne peut faire de rapprochements. Les femelles des Cynipides possèdent une forte tarière, assez longue, au moyen de laquelle les oeufs sont déposés dans le tissu interne de la plante. Au point de vue de leur structure, les galles de Cynipides montrent, d'après l'auteur, malgré leur variété, des points communs; on peut, dans la plupart des cas, distinguer autour d'une chambre larvaire des zones concentriques qui correspondent: à l'épiderme gallaire, ensuite à une sorte de cortex dont la partie interne peut se lignifier, enfin à la zone nutritive, à contenu abondant, limitée à quelques assises qui bordent la cavité larvaire et qui seront mangées par la larve. L'étude du noyau et de la mitose est laissée de côté, cependant il signale que les cellules du tissu nourricier possèdent un gros noyau.

Enfin Maresquelle dans deux articles de la Revue générale de Botanique (1935 et 1937) fait allusion aux Hyménoptéro-cécidies en traitant des processus d'ensemble de la cécidogénèse.

ETUDE DES HYMENOPTEROCECIDIES .

Les différentes espèces d'Hyménoptères qui engendrent ces galles se rattachent aux Tenthredinides et aux Cynipides.

A. TENTHREDINIDES

Les Tenthredinides qui provoquent les galles que nous allons étudier appartiennent au genre *Pontania* .

I.- HYMENOPTEROCECIDIE de PONTANIA PROXIMA Lepel sur SALIX VIMINALIS L.

Les échantillons ont été recueillis sur un *Salix viminalis* L., croissant le long du ruisseau qui traverse la route de Massy (S. & C.) à Champlan (S. & O.), à proximité de la première localité.

I° RECHERCHES ANTERIEURES.

De la galle de *Pontania proxima* il semble que Lacaze-Duthiers en ait parlé dans ses " Recherches pour servir à l'histoire des galles " (p. 332) . Il en décrit l'aspect et la structure, et distingue bien, autour de la cavité larvaire " irrégulière , allongée, à bords ondulés ", une première zone de " cellules régulières, peu serrées les unes contre les autres ... qui renferment des grains de matière verte en nombre d'autant plus grand que l'on est plus près du milieu de l'épaisseur de la paroi supérieure ". Du côté inférieur de la cavité gallaire cette zone est beaucoup plus réduite et le tissu sous-jacent " prend l'aspect du tissu cellulaire, à cellules serrées les unes contre les autres, polyédriques et irrégulières de plus la couleur verte est remplacée par la blanche . Celle-ci est due à la présence de l'air dans ces cavités et à l'absence complète de granules verts ". La zone verte supérieure proviendrait de la " couche des cellules allongées de la face supérieure " de la feuille tandis que sa partie inférieure serait due " aux cellules rameuses, irrégulières, laissant de nombreux et vastes méats " de la région inférieure de la feuille . L'auteur résume lui-même les phénomènes de la manière suivante : " augmentation du nombre d'éléments , modification de leur forme, en un mot hypertrophie de la partie " .

Küster (1911) signale que cette galle est riche en chlorophylle dans ses couches internes alors que les couches externes en manquent totalement. A son sujet l'auteur note que les divisions sont nombreuses dans le mésophylle et dans la partie vivante des éléments conducteurs; ces galles seraient délaissées par les chenilles. Cotte (1912) donne la liste des noms, assez nombreux, dont a été qualifié l'insecte. Ross décrit la cécidie au point de vue morphologique (sous le nom de *Pontania capreae*) et observe une homogénéisation des tissus du mésophylle autour du parasite; le tissu qui entoure ce dernier est formé de petites cellules. Il ajoute que les divisions cellulaires se font parallèlement à la surface de la feuille .

Les travaux effectués sur cette cécidie sont donc essentiellement anatomiques ou descriptifs.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE.

a) aspect morphologique.

La galle se présente comme un renflement, d'aspect charnu, très apparent des deux côtés du limbe; sa partie supérieure est bombée à l'opposé de sa partie inférieure irrégulière et comme mammelonnée; ses dimensions atteignent en moyenne 1 cm de long sur 0,5 cm de large: elle est, par conséquent, allongée avec son grand axe parallèle à la nervure médiane; enfin sa couleur est verte ou vert rougeâtre. Elle ne montre aucune ouverture faisant communiquer la cavité gallaire avec l'extérieur: c'est une cécidie fermée.

b) en coupe .

La coupe longitudinale (PL.VIII fig.I) permet de voir que le passage du limbe normal à la galle se fait rapidement; la transition entre les deux formations est brève. Elle montre également que la face supérieure de la cécidie est régulière, lisse et sa face inférieure bosselée; enfin on remarque l'épaisseur considérable de la paroi- tout autour de la cavité gallaire allongée comme la cécidie elle-même- et son partage en régions de structures cellulaires différentes.

3° ETUDE ANATOMIQUE.

a) de la feuille normale.

On se reportera à la description donnée pour l'acarocécidie de la même espèce végétale.

b) de la cécidie .

Au niveau de la loge parasitaire la paroi de la cécidie se partage en plusieurs régions que l'on décrira successivement (PL VIII fig. 2 A et 2 B):

1° La paroi est d'abord limitée par un épiderme supérieur formé de cellules régulières, rectangulaires en général, aplaties, et plus petites que les cellules de l'épiderme correspondant de la feuille . Ces cellules renferment du tanin en abondance.

2° Cet épiderme recouvre une zone d'une dizaine d'assises, au maximum, de cellules aux contours arrondis, d'aspect clair, entremêlées de place en place de cellules à tanin.

3° En-dessous se situe une autre zone très développée -deux à trois fois celle décrite ci-dessus- constituée de cellules aux formes analogues et aux dimensions égales ou un peu inférieures aux cellules de la zone précédente mais qui s'en distinguent d'une manière très nette par leur richesse en tanin . Toutes les cellules, presque sans exception, en possèdent; celui-ci prend des formes

bizarres et variées: colliers, globules, plages anguleuses, etc. Cet ensemble apparaît très coloré - en brun - sur les coupes .

4° succédant aux cellules à tanin viennent des cellules de plus petite taille, arrondies en général, dépourvues de tanin, mais riches en chloroplastes disposés le plus souvent à la périphérie de la cellule. Ces cellules qui entourent la cavité gallaire et s'étendent latéralement encore assez loin d'elle, constituent le tissu nourricier ; la limite entre le tissu tanifère placé au-dessus et le tissu nourricier est mal définie; il y a enchevêtrement . Dans le tissu nourricier s'observent aussi des cellules à tanin, isolées ou groupées en travées ou en plages et qui le traversent, perpendiculairement au limbe, jusqu'à la cavité du parasite. Cette dernière est de contour irrégulier, plutôt aplatie et allongée, et les cellules qui la limitent sont parfois elles-mêmes déchirées. Il arrive que le tissu nourricier ne s'observe que du côté inférieur de la cavité gallaire; elle est alors, de ce côté, directement au contact des cellules riches en tanin.

5° en-dessous de la cavité gallaire se retrouve donc le tissu nourricier; celui-ci surmonte un tissu formé souvent de très longues cellules, d'allure palissadiques régulières, parallèles entre elles et dont le grand axe est, en gros, dirigé perpendiculairement au limbe .

Ce sont ces cellules palissadiques qui constituent la partie principale de la région inférieure de la cécidie; garnies ou non de tanin, elles se limitent inférieurement par le prolongement de l'épiderme correspondant de la feuille . Cependant dans la région centrale de la cécidie il semble que cet épiderme se soit exfolié plus ou moins, tandis que dans la région périphérique de la galle s'aperçoivent encore des cellules cutinisées; il y aurait comme une extrusion du parenchyme foliaire à l'extérieur du limbe qui explique au moins en partie l'irrégularité de la face inférieure de la cécidie et pourrait être due à la pique initiale de l'insecte.

6° les éléments conducteurs se placent surtout au-dessous de la cavité gallaire et traversent soit le tissu nourricier soit le tissu à cellules palissadiques dans sa partie supérieure; les vaisseaux sont principalement du type rayé.

7° Il reste à indiquer l'origine des différents tissus dont on vient de montrer la superposition . En comparant les coupes menées aux extrémités de la cécidie et celles menées au milieu, on peut admettre que cette origine est la suivante:

a) les deux régions de la partie supérieure de la cécidie, à cellules semblables, proviennent toutes deux du parenchyme palissadique, dont les cellules renferment normalement du tanin; mais la présence du parasite doit provoquer une exagération de sa production.

b) le tissu nourricier tire son origine des cel-

lules situées au milieu du limbe, appartenant aussi bien au parenchyme palissadique qu'au parenchyme lacuneux: c'est probablement dans cette région qu'est déposé l'oeuf.

c) la région inférieure de la galle, mal délimitée, provient essentiellement du parenchyme lacuneux; on observe, aux extrémités, un mélange de cellules allongées et de cellules rondes séparées par des méats assez vastes.

8° En résumé l'on retrouve dans la paroi de cette cécidie la superposition habituelle, rencontrée dans la plupart des galles déjà étudiées, de deux zones : l'une à petites cellules, située contre le parasite (c'est le tissu nourricier) l'autre à cellules plus grandes, extérieure à la première, éloignée du parasite . Ces tissus néoformés constituent un matelas très épais au-dessus et au-dessous de la cavité gallaire et donnent à la cécidie un aspect charnu.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE .

a) le noyau et le cytoplasme.

La cécidie ne montre dans aucune cellule des aspects nucléaires anormaux. C'est ainsi que dans le tissu nourricier les noyaux possèdent une structure analogue à celle du noyau normal: un contour arrondi, des euchromocentres très marqués avec, semble-t-il, des prolongements ou de fines anastomoses ébauchant discrètement un réseau (PL VIII fig.3 a b c); celui-ci correspond peut-être à l'apparition d'une structure dans le suc nucléaire rosé et ne serait alors qu'un artéfact; leurs dimensions sont égales ou même souvent inférieures à celles du noyau normal: indice d'une région où les noyaux se sont souvent divisés. Ces cellules sont évidemment les plus riches en cytoplasme et s'opposent aux autres cellules de la cécidie, pauvres en matière vivante, mais qui par contre possèdent soit de grandes vacuoles soit d'abondantes inclusions de tanin; dans ces dernières cellules les noyaux sont semblables aux noyaux témoins; cependant les grandes cellules rectangulaires montrent des noyaux elliptiques, assez allongés, mais pourvus d'un seul nucléole de taille normale et possédant la même structure : ils n'ont donc rien d'anormal.

Les figures de mitose sont, comme d'ailleurs le laissait prévoir l'équipement nucléaire des cellules, toutes typiques. Les divers stades sont représentés et le mécanisme mitotique est normal. Il n'y a donc pas de déviation de la mitose.

b) le chondriome .

Le chondriome normal de la feuille de Saule se présente sous forme de grains et de batonnets courts, accompagnés dans les parenchymes de plastes chlorophylliens garnis d'amidon. Il a été précédemment décrit dans une acarocécidie.

Dans la cécidie prise dans son ensemble la densité du chondriome est variable suivant les cellules, et, à l'exception du tissu nourricier, sa composition est, à peu de chose près,

identique: ce sont aussi des mitochondries et des chondriocontes; cependant ceux-ci sont quelquefois plus longs que les chondriocontes normaux. Il y a également des plastes, mais on ne distingue pas à leur intérieur de dépôt d'amidon; un aspect très curieux est quelquefois observé dans les cellules allongées situées dans la région inférieure de la cécidie: les chondriosomes y sont groupés autour des plastes comme si la région cytoplasmique avoisinante était le siège d'une activité locale plus marquée. Enfin les cellules du tissu nourricier, rondes et très nombreuses, riches en chloroplastes, possèdent un chondriome dans lequel les mitochondries semblent prédominer tandis que les chondriocontes sont rares; le chondriome n'apparaît pas tellement abondant dans ces cellules.

En résumé, il y a peu de changements dans le chondriome gallaire.

5° LE PARASITE.

Les noyaux du parasite, bien colorés au Feulgen, sont violet foncé; d'un contour régulier et parfois lobés, ils présentent un réticulum à mailles moyennement larges dont les filaments et les noeuds peuvent s'épaissir fortement. Le nucléole, arrondi ou allongé est d'assez grande taille. On distingue deux types de noyaux, les uns deux fois plus petits environ que les autres.

Le parasite occupe partiellement la cavité parasitaire, étiré parallèlement au limbe. On peut parfois en rencontrer plusieurs qui, alors, se dispersent autour de la cavité gallaire principale et peuvent même s'isoler dans la zone à cellules riches en tanin. Il semble que ce tanin soit inassimilé ou assimilé en partie seulement par le parasite car il en reste, inemployé, dans la cavité parasitaire, en bordure de celle-ci.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE.

A l'origine de la cécidie se place la pique de l'insecte qui introduit l'oeuf dans les parenchymes foliaires. Or, d'après les expériences de Beyerinck (I) les galles de Tenthredinides se formeraient, sans cependant atteindre leur taille normale, en l'absence de l'oeuf et de la larve. Les auteurs attribuent donc en général au liquide injecté par l'insecte au moment de la pique une partie du pouvoir cécidogène. Cette substance aurait par conséquent un pouvoir hyperplasiant et l'on peut admettre que l'hyperplasie serait entretenue, poursuivie et même accentuée par des sécrétions venues de l'oeuf et même de la larve; en effet nous avons vu dans le tissu nourricier de galles adultes, où la larve est visible, de nombreuses mitoses. Il y a donc hyperplasie, de longue durée probablement, intense, mais qui se réduit finalement à la zone avoisinant le parasite; se manifeste alors dans une zone plus éloignée une action hypertrophiante sur les cellules seules.

(I) Voir par ex. Caullery M. Le parasitisme et la symbiose 2° édition 1950 p. 236-237

L'action cécidogène se traduit encore une fois dans le temps et dans l'espace par une hyperplasie et une hypertrophie cellulaire. Ces deux actions sont d'une manière évidente en relation avec l'éloignement, plus ou moins grand des cellules du point de dépôt du parasite. A son voisinage c'est l'hyperplasie qui se manifeste (cellules de petite taille, nombreuses divisions normales) et qui aboutit à la constitution du tissu nourricier; au-delà se fait sentir l'hypertrophie cellulaire; ainsi les cellules s'agrandissent dans les zones situées au-dessus et au-dessous du tissu nourricier.

On retrouve encore la notion d'un gradient de concentrations relatif à la substance cécidogénétique. Il faut cependant ajouter que l'effet sur le noyau quiescent est nul, puisque celui-ci ne montre pas d'hypertrophie marquée, et que la mitose n'est en rien modifiée; il y a seulement, effet excitomitotique. La manière dont agit la substance excitatrice est donc différente de ce qu'on a vu dans les cécidies précédentes. Le tissu nourricier est d'ailleurs peu différencié et la structure de ces galles est simple et rappelle celle des Hémiptères par ex.

II.- HYMENOPTEROCECIDIE de PONTANIA SALICIS Christ. sur SALIX CINEREA L.

La deuxième cécidie due à un Tenthredinide a été recueillie au Museum d'Histoire naturelle de Paris, sur un *Salix cinerea* L. parasité par *Pontania salicis* Christ.

1° RECHERCHES ANTERIEURES

Cotte (1912) donne pour cette cécidie les noms successifs portés par l'insecte. Küster signale que les feuilles qui portent ces galles tombent les premières. Ross la décrit de la manière suivante: dans l'épiderme formé de petites cellules, à cuticule épaisse, les stomates manquent; la paroi est parenchymateuse et au milieu se ramifient et s'anastomosent les faisceaux conducteurs. Les couches internes, en particulier celles qui limitent la paroi gallaire constituent le tissu nourricier. La larve utilise ce dernier et la paroi de la cécidie devient très mince. L'auteur ne donne aucun détail sur les cellules et les noyaux.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique .

C'est une cécidie de la grosseur et de la forme d'un pois, atteignant jusqu'à 5 mm de diamètre, donc volumineuse par rapport à la feuille qui la porte. Elle pend à la face inférieure du limbe et n'est visible sur la face supérieure que par un point ou une légère dépression. Sa surface, colorée en vert mais qui passe par place au rouge, n'est pas parfaitement lisse. C'est aussi une galle fermée.

b) en coupe

La coupe longitudinale (PL VIII fig 4) montre, suspendue au limbe légèrement déprimé en cuvette à cet endroit, la masse globuleuse de la cécidie, creusée en son centre d'une cavité qui correspond à la cavité gallaire . Sa paroi épaisse quand la galle est jeune, s'amincit dans les échantillons âgés. On aperçoit enfin, irréguliers et discontinus, les éléments conducteurs, placés plus près de l'épiderme que de la cavité gallaire .

3° ETUDE ANATOMIQUE .

a) de la feuille normale .

On se reportera à la description faite, pour une feuille de même type, dans la cécidie du Diptère Cécidomyide *Oligotrophus capreae* Winn.

b) étude de la cécidie .

La cécidie, d'aspect très clair, est limitée, vers le haut par la continuation de l'épiderme supérieur et vers le bas, c'est-à-dire, dans sa presque totalité, par l'épiderme inférieur de la feuille; les cellules épidermiques subissent dans les deux cas des modifications très marquées dans leur forme et leurs dimensions . C'est ainsi que celles qui font suite aux cellules de l'épiderme supérieur du limbe, normalement rectangulaires et assez grandes, sont de petite taille et sensiblement quadrangulaires; en même temps leur paroi externe, fortement bombée, se recouvre d'une cuticule notablement épaissie qui arrive à doubler la hauteur cellulaire; ces cellules qui peuvent renfermer de petites quantités de tanin s'inscrivent, comme on l'a déjà indiqué, dans une légère dépression. Dans la même région de la cécidie, à l'épiderme succède un parenchyme dont les cellules disposées d'abord sans ordre, arrondies et séparées par des méats, souvent riches en tanin, précèdent un autre parenchyme dont les cellules plus petites s'organisent, en se rapprochant de la cavité gallaire, en files qui convergent vers elle; les cellules pourvues de tanin y sont rares. Dans ce dernier parenchyme, mais à une certaine distance de la chambre larvaire les cellules sont plus nettement en file et leur taille inférieure aux cellules placées vers l'extérieur : les proliférations doivent être, à ce niveau, plus nombreuses sans qu'on puisse pour cela y voir une zone génératrice; en-deça, près de la cavité gallaire, les cellules tendent à se désorganiser. Dans cette partie supérieure de la cécidie les faisceaux conducteurs, plus serrés que dans toute autre partie de la galle, montrent de nombreux éléments néo-formés; latéralement on peut les voir déboucher du limbe normal et s'étaler en éventail sur un certain trajet, puis se relier à des faisceaux libéro-ligneux voisins; les vaisseaux sont du type rayé ou réticulo-rayé.

Le reste de la cécidie est construit sur un type tout à fait voisin de celui de la région supérieure: aussi suffirait-il de décrire sa région tout à fait inférieure, par exemple, pour en avoir une idée d'ensemble. Sous l'épiderme formé de cellules aplaties, garnies de granulations de tanin et recouvertes d'une

cuticule épaisse, les cellules des quatre ou cinq premières assises montrent parfois des membranes épaissies et sont, par conséquent, légèrement collenchymateuses; elles renferment souvent du tanin. De là jusqu'à la cavité gallaire la paroi est d'abord constituée par des cellules claires, aux formes banales, arrondies ou allongées, avec des méats, disposées sans ordre bien apparent; puis au voisinage de la cavité gallaire par d'autres cellules organisées en files plus ou moins bien ordonnées et qui convergent vers elle; enfin de place en place s'observent des cellules à tanin, quelquefois isolées mais le plus souvent groupées en chapelets de cinq, sept cellules, guère plus sur une coupe, ou par plaques d'un nombre égal d'éléments. Les faisceaux conducteurs, espacés dans ce parenchyme, voient leurs éléments lignifiés réduits à peu de chose: quatre ou cinq vaisseaux seulement.

La cavité gallaire, grossièrement sphérique dans les galles âgées, montre un contour irrégulier et les cellules qui la bordent dessinent une ligne sinueuse, tantôt avançant dans la cavité, tantôt se creusant dans le parenchyme; leur membrane libre est bombée et elles tendent à se détacher de la file à laquelle elles appartiennent pour tomber dans la cavité larvaire où elles prennent une forme arrondie; on aperçoit ainsi des groupes isolés de trois ou quatre cellules au voisinage de la limite de la chambre parasitaire; certaines sont ouvertes car leur membrane est déchirée tandis que d'autres, encore placées à l'extrémité des files cellulaires, plus grandes que leurs voisines, montrent des ébauches de membranes internes qui les découpent secondairement. Ces cellules et celles du parenchyme sous-jacent, destinées à subvenir aux besoins du parasite pendant sa croissance, correspondent au tissu nourricier, dont la limite externe est, comme dans la cécidie précédente, mal définie.

La cavité gallaire peut contenir des masses rougeâtres ou verdâtres de tanin qui résultent de l'agglomération du contenu de cellules tanifères, ouvertes à leur arrivée au contact du parasite; ces agglomérations sont d'ailleurs facilitées par le groupement en plages ou en chapelets des cellules à tanin. Ces masses ne paraissent pas utilisées - ou en faible partie - par le parasite et semblent constituer un déchet; une observation analogue à d'ailleurs été faite pour la cécidie précédente.

Il est difficile de préciser la part respective qui revient au tissu palissadique et lacuneux dans la formation de la cécidie. Le passage du limbe normal à la galle permet de se rendre compte que les cellules du mésophylle tendent à prendre une forme arrondie; en effet le parenchyme lacuneux formé généralement de deux rangées de cellules s'augmente d'abord d'une assise de cellules de ce type aux dépens du parenchyme palissadique profond; puis à son tour l'assise palissadique restante voit ses cellules se diviser et s'arrondir; de telle sorte qu'en arrivant à la galle on n'aperçoit plus que des cellules de cette forme. Il semble logique, cependant, de penser que le parenchyme palissadique participe à la formation de la partie supérieure déprimée en cuvette, tandis que le parenchyme lacuneux constitue une part importante

de la région inférieure de la galle; quant au tissu nourricier il tirerait son origine de la région moyenne du mésophylle de la feuille où se ferait le dépôt de l'oeur. Le fait le plus général est l'augmentation de volume des cellules gallaires par rapport aux cellules du limbe. Il n'y a cependant pas, comme on a pu le voir dans d'autres cécidies, une hypertrophie marquée, celle-ci est donc limitée tandis que l'hypertrophie atteint un haut degré.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau et le cytoplasme.

Comme on l'a déjà indiqué dans l'étude de la cécidie précédente le noyau normal, arrondi ou elliptique, est du type euchromocentrique, avec un réseau très discrètement indiqué, et un seul nucléole. Les noyaux gallaires aux formes variées: arrondis, allongés, fusiformes, etc, gardent quelle que soit la taille de la cellule et quel que soit le tissu envisagé, une structure analogue et des dimensions sensiblement égales aux noyaux normaux. On ne peut donc envisager une action hypertrophiante sur les noyaux, eux-mêmes n'ayant entre eux que des différences insuffisamment marquées. Dans les cellules détruites, ou en voie de destruction, du bord de la cavité gallaire, les noyaux sont, comme les cellules, altérés.

Dans les galles mûres étudiées, des mitoses n'ont pu être observées, mais l'équipement nucléaire des cellules, l'aspect "télophasique" de noyaux voisins, permettent d'augurer d'un mécanisme mitotique normal à l'origine de cette hyperplasie. La disposition en files convergentes vers la cavité gallaire d'un certain nombre de cellules s'explique par des divisions parallèles entre elles et orientées par rapport au parasite; il n'est pas douteux que celui-ci exerce une action sur l'orientation de la mitose.

Ce sont, évidemment, les cellules du tissu nourricier qui sont les plus riches en cytoplasme et d'autant plus qu'elles se rapprochent du parasite; en revanche dans les cellules arrondies du bord de la galle, si la matière vivante est un peu moins abondante, les vacuoles sont plus grandes; en même temps un plus grand nombre d'entre elles renferment du tanin.

b) le chondriome.

Le chondriome normal de la feuille est peu commode à observer par suite de la présence dans le mésophylle de nombreux chloroplastes et d'inclusions de tanin. Il paraît être essentiellement granuleux, à côté de batonnets très courts et peu nombreux. Dans les tissus gallaires le chondriome, partout identique, se compose d'un mélange de mitochondries et de chondriocontes, éparpillés dans la cellule. La longueur des batonnets est variable: certains sont assez longs, d'autres courts; par ailleurs, on peut observer des chapelets de grains serrés ayant l'apparence d'un seul chondrioconte. En général le chondriome n'est pas particulièrement abondant; quant aux plastes ils sont pratiquement inexistants.

En résumé le chondriome ne montre pas de formes

particulières, anormales, mais paraît posséder des chondriocontes plus longs et plus nombreux .

5° LE PARASITE .

Le parasite n'a pu être étudié car ces galles, étant âgées, ont été ouvertes afin d'obtenir une fixation convenable, ce qui a entraîné sa perte.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE .

Comme dans la cécidie précédente on retrouve les mêmes phénomènes d'hyperplasie cellulaire au contact du parasite et d'hypertrophie à une certaine distance qui aboutissent à la formation d'une galle charnue; de même encore on ne peut signaler d'altérations mitotiques ou nucléaires. Les modifications sont essentiellement d'ordre histologique. Les hypothèses formulées pour la première cécidie de *Pontania* sont valables pour celle-ci.

B. CYNIPIDES .

Les Hyménoptéroécidies dues aux Cynipides sont nombreuses; les agents vecteurs de celles étudiées ici appartiennent aux genres suivants: *Rhodites*, *Diastrophus*, *Aulacidea*, *Aulax*, *Andricus* et *Neuroterus*. Elles seront étudiées dans cet ordre.

I.- HYMENOPTEROECIDIE de RHODITES ROSAE L. sur ROSA CANINA L.

Les cécidies provoquées par le Cynipide : *Rhodites rosae* L. sur *Rosa canina* L. sont connues sous le terme de bédégars; elles ont été ramassées dans la région parisienne, du côté de Nozay (S. & O.), et dans la région lyonnaise, aux environs d'Écully (Rhône)

I° RECHERCHES ANTERIEURES .

Ces bédégars ont attiré, par leur forme curieuse, l'attention de nombreux chercheurs; ce sont, dit Lacaze-Duthiers, " les galles qui ont occupé le plus les naturalistes " mais on peut ajouter qu'elles ont fait surtout l'objet de travaux descriptifs, morphologiques et anatomiques (I) . Réaumur les décrit dans ses " Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes , " elles sont, dit-il, chargées de longs filaments, d'espèces de cheveux rouges ou rougeâtres " qui cachent la masse charnue de la cécidie et qu'il homologue à des feuilles refendues en différentes parties ou à des fibres de la feuille devenues chacune un des cheveux de la galle . Lacaze-Duthiers qui reprend cette description est d'un avis opposé à Réaumur : " si l'on observe bien les premiers rudi-

(I) d'après Focke (1889) cette galle a joui autrefois d'une grande réputation en médecine " on la prescrivait en poudre comme astringent et antivenimeux; elle était vantée contre l'hydropisie, les calculs, la scrofule, la pique de la tarentule; etc. On la plaçait aussi à l'état naturel comme calmant sous l'oreiller des enfants qui dormaient mal "

ments des Bédégars, on voit que la tumeur, très petite, porte une quantité de poils telle que la portion de la feuille ne pourrait avoir assez de fibres pour en expliquer la formation ". Il en décrit l'apparition d'une manière qui nous paraît assez exacte: sur une foliole paraît une petite houppe de poils rouges, verts ou violâtres; sur la face opposée, on trouve, correspondant à la première, une houppe semblable: ce sont les commencements d'une tumeur qui va croissant en volume, et qui correspond à deux piqures, au dépôt de deux oeufs.... Rarement une seule foliole est atteinte; presque toutes, ainsi que les pétioles peuvent l'être; et comme la végétation de la production pathologique est très active, il en résulte l'atrophie des parties de la feuille autre que celles apportant les sucs nourriciers. Celles-ci au contraire, s'hypertrophient, se contournent, et la tumeur se rapproche de la tige.... On trouve alors, terminant une grosse tige de Rosier sauvage, un Bédégar, dont il est excessivement difficile de s'expliquer l'origine, la formation et la position, si l'on ne connaît pas la série de transformations que nous venons d'indiquer ". Il en décrit ensuite la structure anatomique: " l'épiderme n'offre rien de bien particulier Le parenchyme, peu développé, se compose de cellules polyédriques, analogues à celles du tissu cellulaire ordinaire. Mais vers le centre on rencontre ses éléments gorgés de granules et ayant une forme peu polyédrique, plutôt sphérique; à mesure que la tumeur grossit la cavité augmente; la larve se nourrit avec les cellules, presque sphériques, dont nous parlions; les cellules du parenchyme se ponctuent de plus en plus et deviennent plus dures ". Quant au chevelu " que l'on se figure des paquets fibro-vasculaires sortant de la tumeur sous forme de cylindres, accompagnés de cellules allongées, et recouverts d'un épiderme qui ne mérite guère plus ce nom, et qui est formé de cellules aussi allongées que les autres. Que l'on suppose ces cylindres se ramifiant un nombre considérable de fois, et l'on aura l'idée du chevelu et sa structure. Il arrive quelquefois que les cellules, limitant les brins du chevelu et représentant l'épiderme, s'allongent en forme de poils. Enfin l'extrémité de chacun des brins est terminée par un renflement, sorte de tête entourée le plus souvent d'une couche gommeuse, ayant une odeur aromatique agréable, qui rappelle la même chose des Roses mousseuses ". La description des Bédégars reste donc pour cet auteur dans le domaine morphologique externe et interne .

Küster (1911) décrit ces cécidies qui sont, dit-il, recouvertes de poils rameux dont la tête peut-être glanduleuse; elles apparaissent souvent terminales, quoique se trouvant sur les feuilles, par suite de la disparition des parties placées au-dessus d'elles . Ross (1932) indique que les petits bédégars ont une seule cavité gallaire tandis que les gros bédégars en renferment plusieurs, avec dans chacune d'elles une seule larve. Pour l'auteur la paroi montre d'abord une partie externe formée de cellules dont la membrane primitivement mince, s'épaissit peu à peu et se lignifie; puis la région moyenne qui montre des cellules arrondies et enfin la partie interne qui entoure la cavité gallaire et est constituée par des cellules à parois minces, riches en cytoplasme : c'est le tissu nourricier typique . Les poils parcourus par des faisceaux conducteurs, peuvent porter des rami-

rications glanduleuses. D'après cet auteur Beyerinck (1880) est arrivé à influencer la formation de ces poils: par une nourriture riche il est arrivé à transformer les poils en feuilles simples ou pennées de structure normale alors que la galle était encore jeune . Il est donc pour ces poils d'un avis opposé à celui de Lacaze-Duthiers qui écrivait : " l'explication n'est pas dans la division des feuilles mais bien dans la spécificité d'un venin, qui fait que la tumeur bourgeonne à son extérieur des filaments, comme elle bourgeonne des tubercules dans les galles tuberculées ". Il est à noter que Ross signale l'existence sur les poils de bédégars (fig. 155 E, p. 248) de galles dues à *Rhodites eglanteriae*. Mais comme toujours l'observation du noyau et de la mitose sont laissés de côté .

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique

Ces cécidies, de grosseur variable, parfois très volumineuses, se présentent comme des masses charnues, arrondies, sub-globuleuses ou de forme plus quelconque, entièrement cachées par des poils longs et fins, eux-mêmes divisés, qui confèrent à l'ensemble une allure très particulière. Ces cécidies curieuses sont très visibles du fait même de leur aspect, mais aussi parce qu'à maturité leur couleur verte se mélange de rouge ou fait place totalement à cette dernière teinte; elles se détachent nettement sur les rameaux légers du végétal et attirent facilement le regard. La galle peut occuper le sommet de la tige - et empêche alors le développement du bourgeon terminal - ou les entre-nœuds; mais le plus souvent elle siège sur le limbe des folioles, au contact de leur nervure médiane, ou bien encore sur le pétiole principal de la feuille; elle peut alors inhiber la croissance de la partie attaquée et des folioles : ces dernières, réduites en superficie, s'aperçoivent seulement à travers le chevelu de la galle; enfin elle s'observe également sur le "fruit" mais beaucoup plus rarement . Parfois plusieurs cécidies se développent côte à côte: il en résulte des masses gallaires énormes dont les dimensions peuvent atteindre 10 cm de diamètre et dont le poids fait courber le rameau qui les porte. Il semble, enfin, que ces cécidies se placent, sur les folioles, le plus près des éléments conducteurs de la plante .

b) en coupe .

La masse renflée renferme plusieurs cavités (PL VIII fig. 5) abritant ~~généralement~~ chacune un seul parasite; ces habitacles sont réunis entre eux par un parenchyme banal parcouru à l'extérieur des cavités par les éléments conducteurs, et limité par un épiderme général; à partir de celui-ci rayonnent les poils qui s'observent soit en coupe transversale soit en coupe longitudinale .

3° ETUDE ANATOMIQUE .

a) le pétiole normal

On décrira ici la coupe transversale du pétiole

principal de la feuille, la plupart des cécidies étudiées étant fixées sur cette partie de la plante .

De forme grossièrement pentagonale le pétiole est creusé sur sa face supérieure par un sillon, traversé en son milieu par le plan de symétrie; l'épiderme, nettement cutinisé, recouvre trois à cinq assises de cellules collenchymateuses au-dessous desquelles se situe un parenchyme dont les grandes cellules, aux membranes fines, montrent des contours arrondis du fait des méats qui les séparent; on aperçoit, de ci, de là, des cristaux d'oxalate de calcium en oursin et dans les assises les plus externes des inclusions de tanin . Au sein de ce parenchyme se dispose, en plein dans le plan de symétrie, un volumineux faisceau libéro-ligneux, d'origine secondaire, bordé dans sa partie inférieure par un arc de fibres et coiffé dans sa partie supérieure, c'est-à-dire du côté vasculaire, d'abord par quelques cellules parenchymateuses cellulósiques, ensuite par une plage scléreuse; ces dernières cellules gardent une paroi lignifiée fine . Deux autres faisceaux conducteurs de même constitution, mais beaucoup plus petits, se situent de part et d'autre et à égale distance du plan de symétrie, sous les carènes qui bordent le sillon médian . Enfin on remarque la présence de nombreux poils tecteurs, longs et unicellulaires. Certaines coupes passent au niveau de l'aiguillon, formé seulement de cellules lignifiées.

b) étude de la cécidie

La forme de la cécidie est telle que le contour de l'organe parasité - ici le pétiole - n'est plus reconnaissable, modifié qu'il est par cette tumeur massive à surface mammelonnée, et hérissée de poils . On décrira d'abord les poils; ensuite la masse charnue de la cécidie.

I. Les poils

Observés à la loupe les poils se révèlent constitués par un axe principal de forme aplatie et d'environ 1 mm de large (PL.VIII fig. 6) mais qui s'effile et tend à s'arrondir en allant vers le sommet; sa longueur varie entre 1,5 cm et 2,5 cm en moyenne. Cet axe se ramifie latéralement en branches de section circulaire, de longueur variable, et espacées sur toute sa hauteur; à leur tour ces branches primaires peuvent se ramifier en branches secondaires moins importantes, fines et pointues.

Dans leur région supérieure, plus grêle, les poils montrent, dans une coupe transversale à peu près circulaire (PL.VIII fig. 7a) sous un épiderme aux cellules régulières et légèrement cutinisées, un parenchyme général qui groupe un petit nombre de cellules et enserme un faisceau conducteur très réduit . Dans la partie basale, moins régulière de forme, le parenchyme général, plus important, est traversé par plusieurs faisceaux libéro-

ligneux isolés ou réunis entre eux et qui se ramifient pour irriguer les branches latérales du poil; dans tous les cas ces faisceaux conducteurs sont anormaux, par leur forme et le nombre peu élevé des vaisseaux .

La coupe longitudinale (PL.VIII fig. 7 b) précise que toutes ces cellules sont étirées parallèlement à l'axe du filament et que le parenchyme général et les éléments conducteurs sont en contact avec les éléments correspondants de la cécidie .

Les poils apparaissent sous forme de protubérances engendrées par le cloisonnement des cellules épidermiques et des cellules corticales sous-jacentes, dans la partie charnue de la galle; les cellules s'enrichissent en cytoplasme et par la suite apparaissent les éléments conducteurs . Les multiplications sont normales . Les ramifications se forment de la même manière à partir de l'axe principal.

Ces poils ne sont donc pas des productions épidermiques identiques aux poils tecteurs normaux, mais des formations plus complexes, très particulières, peut-être analogues à des rameaux très simplifiés.

Ces poils, très nombreux, et enchevêtrés, dissimulent la partie charnue de la cécidie et masquent imparfaitement les folioles parfois très réduites, à structure plus ou moins homogène qui les traversent.

Enfin l'on peut observer des poils tecteurs analogues à ceux déjà vus dans le pétiole normal.

2. La masse charnue .

La masse charnue de la cécidie est constituée par un parenchyme général assez important, d'allure banale d'ailleurs, aux cellules assez grandes, au sein duquel sont creusées les loges gallaires. C'est dans la région périphérique de ce parenchyme que se disposent les éléments conducteurs qui entourent l'ensemble des loges gallaires (I), un peu à la manière d'un réseau; sous l'épiderme se retrouvent deux ou trois assises de collenchyme comme dans le pétiole témoin.

Chaque loge au moins au début, est de petite dimension et le parasite, à un certain stade de développement, l'occupe entièrement (PL VIII fig . 8). La cavité gallaire est directement bordée par une ou deux assises de cellules à peu près isodiamétriques, et de grande taille, qui constituent une première enveloppe ayant la valeur d'un tissu nourricier . Ces cellules forment la fin de files cellulaires dont les éléments, au plus une dizaine, rappellent par leur nette superposition radiale, leur fine membrane, leur forme aplatie et fortement rectangulaire, les cellules cambiales. La loge gal-

(I) le sens du terme loge a été défini précédemment .

laire est donc caractérisée par un agencement en files rayonnantes des cellules qui entourent la cavité gallaire. Au contact du parasite une ou deux de ces assises s'hypertrophient fortement: c'est le tissu nourricier. Si par rapport aux autres cellules, encore de type cambial, elles apparaissent nettement hypertrophiées, comparées aux cellules du parenchyme général de la cécidie elles montrent des dimensions égales ou légèrement supérieures. Il faut enfin noter qu'en bordure de la cavité gallaire, dans les cellules encore vivantes, la membrane cellulaire libre devient convexe tandis qu'à côté persistent des débris de membranes de cellules détruites; on peut aussi voir des cellules aplaties aux contours sinueux, vides et en voie de disparition.

Les assises enveloppantes qualifiées de tissu nourricier sont parfois plus nombreuses; l'hypertrophie peut, en effet, à un certain stade du développement, et cela surtout du côté de l'extrémité antérieure du parasite, gagner toute la zone de cellules du type cambial; la disposition en file perd alors de sa régularité. Plus tard toute cette zone d'allure cambiale disparaît, dévorée par le parasite, et celui-ci est au contact direct des cellules du parenchyme général qui subissent alors les mêmes effets hypertrophiant que les cellules du tissu nourricier proprement dit. Plus tard encore, l'ensemble de la cécidie se lignifie totalement, durcit, se dessèche et se désagrège.

On retrouve ici comme dans d'autres cécidies les deux actions hypertrophiante et hyperplasiante mais qui aboutissent à une architecture mieux organisée de la cécidie: les parasites s'enferment chacun dans une loge entièrement close cette fois, au sein de laquelle ils vivent nettement isolés du milieu extérieur et de leurs congénères. C'est centré sur eux que s'organisent le tissu nourricier et la zone d'allure cambiale qui forment ici la loge gallaire. Ces formations bien individualisées que sont les loges sont réunies entre elles par un parenchyme général constitué de cellules banales sans disposition particulière.

On remarque, dans cette cécidie, que l'hypertrophie cellulaire est, dans chaque loge, tout particulièrement marquée au contact du parasite alors qu'elle est plus faible à une certaine distance; cette disposition est inverse de ce que nous avons constaté dans la plupart des cécidies déjà étudiées. Nous y reviendrons dans l'aperçu général sur la formation de la cécidie.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau et la mitose.

Le noyau normal (voir fig. I pl. IX) est sensiblement rond et sa coloration au Feulgen a permis d'admettre la présence d'un réticulum léger - à l'exception de certaines travées épaisses - sur lequel se détachent quelques chromocentres très rouges; le suc nucléaire est rosé et il n'y a qu'un seul nucléole, accompagné d'un ou deux chromocentres et entouré d'une auréole péri-nucléolaire.

Dans cette cécidie l'étude du noyau a montré des faits intéressants et tout d'abord en ce qui concerne son volume. Aplati ou à peu près globuleux le noyau peut occuper, dans les cellules génératrices de la loge, la moitié ou les deux-tiers de la hauteur cellulaire, comme cela arrive dans les cellules de ce type, mais ses dimensions, par rapport aux noyaux témoins restent normales (PL.VIII 9 a); en revanche dans les cellules placées en bordure de la cavité parasitaire le noyau s'hypertrophie nettement et occupe une partie importante du volume cellulaire; il peut présenter alors un contour moins régulier, se creuser de sillons ou se découper en larges lobes (PL.VIII 9 f ou g). Si l'on essaye, évidemment d'une manière approchée, d'établir, pour la cellule cambiale et la cellule hypertrophiée du tissu nourricier, le rapport des volumes noyau sur cellule, on obtient en les ramenant au même dénominateur, pour la première la valeur $4/30$ et pour la seconde $9/30$. Le rapport nucléoplasmique est donc nettement modifié et l'on peut conclure que le volume nucléaire a fortement augmenté, plus que ne l'a fait le volume cellulaire. Le parasite provoque donc une hypertrophie cellulaire certaine mais relativement plus faible que l'hypertrophie nucléaire. Le noyau est donc plus sensible à l'action du parasite que la cellule. Tous les noyaux de ces cellules ne sont pas forcément hypertrophiés d'une manière identique, mais tous le sont par rapport aux noyaux des cellules cambiales voisines; il apparaît même sans que cela soit une règle absolue, que le volume du noyau est fonction de sa situation: il augmente en se rapprochant de la cavité parasitaire (voir l'ensemble des figures 9 a à g PL.VIII). Le rôle particulier que joue le parasite dans cette hypertrophie nucléaire est montré, d'une manière indirecte, par les cellules situées au-delà de la zone cambiale; ces cellules atteignent, au moins dans quelques-unes d'entre elles, les mêmes dimensions que les cellules du tissu nourricier; elles ne renferment cependant que des noyaux de taille normale, semblables ou à peine plus gros que les noyaux des cellules cambiales. Le parasite est bien l'agent hypertrophiant du noyau.

Il reste à voir la structure des différents noyaux ainsi que la manière dont se déroulent les mitoses dans les tissus.

Les colorations au Feulgen, après fixation au Helly, ont abouti à des résultats variables comme il arrive chez les Rosacées. Les exemples les plus précis ont montré que, dans les cellules de type cambial ou appartenant au parenchyme général, le noyau possédait une structure normale semi-réticulée, avec des chromocentres, et un, plus rarement deux, nucléoles. Les noyaux hypertrophiés, placés dans les cellules limitant la cavité parasitaire, montrent un réseau dense avec travées principales plus marquées, nombreux chromocentres et nucléoles de grande taille, rarement seul - on peut en compter jusqu'à quatre -; la coloration du nucléole fait apparaître une mince couche périphérique verte et une partie centrale grisâtre; il porte souvent deux chromocentres nettement rouges, parfois situés aux deux extrémités d'un même diamètre; il existe enfin une auréole périnucléolaire plus ou moins marquée. Dans l'ensemble ces noyaux répètent le type de structure normal mais sont nettement plus riches en chromatine: il y a eu synthèse intranucléaire directe de cette substance.

Dans ces mêmes préparations les figures mitotiques

(PL.VIII fig.10 a,b) montrent des chromosomes petits et nombreux; toutes les phases classiques de la mitose s'y retrouvent qui aboutissent au partage de la cellule-mère en deux cellules-filles par les mécanismes normaux faisant intervenir, à la suite du fuseau de caryocinèse, le fuseau de cytokinèse. Il n'y a donc pas d'anomalies mitotiques. Les figures mitotiques sont nombreuses, encore visibles dans la région externe de la loge alors que dans le tissu nourricier proprement dit les cellules commencent à s'hypertrophier. Ces divisions cessent ensuite. Il faut enfin noter que le parenchyme général de la cécidie montre lui-aussi des mitoses toujours normales, qui entraînent son hyperplasie.

La coloration au Feulgen peut varier en fonction du fixateur; en effet des préparations fixées au Nawashin puis colorées au Schiff ont donné de meilleurs résultats; le noyau hypertrophié présente ici un réseau plus coloré, de densité variable, avec parfois des filaments plus épais qui se détachent sur l'ensemble; le liseré du nucléole reste vert et son centre grisâtre. Ces préparations ont montré également de nombreuses mitoses, toutes situées dans la région externe de la loge gallaire ou dans le parenchyme général; leur mécanisme est normal et, en particulier, le fuseau métaphasique, anaphasique et télophasique y est très distinct.

En résumé le type de structure est le même pour les noyaux normaux et pour ceux des cellules d'allure cambiale et du parenchyme général; les noyaux hypertrophiés en diffèrent par leur allure réticulée plus marquée, due à une plus grande quantité de chromatine, par l'existence de nombreux nucléoles et par leurs dimensions plus élevées; enfin toutes les mitoses sont normales. Le noyau subit donc, en définitive, d'abord une action excito-mitotique puis une action hypertrophiante, celle-ci d'ailleurs plus accentuée que pour la cellule elle-même.

L'action du parasite sur la mitose n'est pas mitoclasique; l'hypertrophie nucléaire est provoquée directement par le parasite et constitue un mode de réaction de la plante, faisant face aux exigences, aux conditions nouvelles que lui impose son hôte.

b) le cytoplasme.

Ce qui frappe immédiatement l'observateur ce sont les cellules du tissu nourricier qui, après fixation au Nawashin ou au Regaud et coloration à l'hématoxyline, apparaissent très sombres dans l'ensemble de la coupe. Ces cellules sont, en effet, extrêmement riches en cytoplasme et celui-ci occupe tout le volume cellulaire. Cependant ce cytoplasme si dense se creuse de vacuoles, le plus souvent nombreuses et de petite taille, mais parfois plus grandes et alors en plus petit nombre; on peut évidemment rencontrer dans une même cellule les deux types de vacuoles. En se rapprochant des cellules de type cambial la densité cytoplasmique diminue tandis que les vacuoles augmentent de volume et tendent à occuper un espace cellulaire plus grand; Les cellules du parenchyme général apparaissent transparentes du fait qu'elles ne possèdent qu'une couche pariétale cytoplasmique et une grande vacuole centrale (parfois cependant un petit

nombre de vacuoles); toutefois il semble bien que les régions de ce parenchyme qui avoisinent la loge gallaire soient plus riches en cytoplasme que les régions plus éloignées; enfin dans les " poils " les cellules sont, sauf au sommet, du type de la cellule végétale adulte.

Dans les régions néoformées il y a peu ou pas de tanin.

c) le chondriome .

Les tissus normaux montrent un chondriome formé sur-tout de grains, avec des batonnets beaucoup moins nombreux, accompagnés le cas échéant, par des plastes, à peu près tous de même taille, allongés ou globuleux .

Dans le parenchyme général de la cécidie les cellules renferment un chondriome de même type, parfois abondant, avec des mitochondries isolées ou réunies en chapelets par trois, quatre ou cinq; on peut rencontrer des plastes, mais c'est l'exception, sauf en bordure de la cécidie .

Dans les cellules du type cambial le chondriome, plus ou moins abondant reste toujours granuleux et se localise souvent à la périphérie de la cellule, en rapport avec l'emplacement du cytoplasme .

Enfin les cellules du tissu nourricier déjà bien pourvues en cytoplasme possèdent un chondriome granuleux encore abondant, mais sont à partager en deux groupes: celles situées au voisinage de la tête du parasite et les autres. On observe, en effet, dans les cellules du premier groupe, des aspects très particuliers et très curieux. Parmi ces cellules, celles situées en bordure même de la cavité parasitaire montrent, en dehors des chondriosomes, dans le cytoplasme, des filaments épais, colorés en noir par l'hématoxyline, de longueur variable et allongés dans toute la cellule (PL.VIII fig.II et I2). Les uns, rectilignes ou faiblement sinueux, suivent le long côté de la cellule et lui sont approximativement parallèles; d'autres, surtout sur le côté étroit de la cellule, s'incurvent et décrivent un grand arc; il en est enfin, moins nombreux, qui s'entrecroisent avec les précédents. Ces filaments forment des amas denses, des paquets serrés d'aspect très caractéristique, et bordent les vacuoles sans y pénétrer. Les cellules de la même région, situées plus à l'extérieur, ou autrement dit, plus éloignées de la cavité gallaire, montrent de pareils aspects mais les filaments qu'elles renferment sont moins nombreux et aussi moins épais. Ils sont cependant plus sidérophiles que les chondriosomes. De pareilles formations ne se retrouvent pas dans les cellules qui forment le second groupe; seules les cellules situées au voisinage de la tête du parasite montrent ces aspects curieux . Ces filaments, qui en lumière polarisée ne sont pas biréfringents, font penser aux formations ergastoplasmiques, et semblent être d'origine cytoplasmique .

Dans les " poils " qui bordent le bédégar le chondriome ne montre pratiquement pas de changements: grains ou batonnets et quelquefois des plastes; ces organites, qui paraissent plus épais que normalement, sont plus ou moins nombreux dans les cellules .

En résumé dans les cellules de la cécidie le chondriome ne montre pas de modifications importantes sauf au niveau des cellules nourricières où il est plus dense et où s'observent ces filaments si particuliers et sur l'origine desquels il est difficile de se prononcer.

5° LE PARASITE.

On peut dans le parasite, distinguer deux types principaux de noyaux différant en premier lieu par la taille. Dans les noyaux les plus petits (PL VIII fig. 13b) la chromatine est répartie sous forme de granulations étirées, parfois prolongées en tractus fins; certains présentent un enchylème coloré en rose foncé, d'autres, aux dimensions légèrement supérieures, sont beaucoup plus clairs. Les seconds noyaux, nettement plus volumineux (PL VIII fig. 13 a) présentent une caryolymphe assez claire et leur structure chromatique apparaît en première approximation granuleuse; il semble cependant que de fins tractus relient ces grains entre eux. Ces gros noyaux, allongés ou arrondis, possèdent le plus souvent un contour régulier mais qui peut dans quelques cas se loper. Les préparations fixées au Nawashin et colorées à l'hématoxyline, montrent que les petits noyaux renferment généralement un seul nucléole, plus rarement deux. Les gros noyaux, par contre, sont extrêmement riches en nucléoles; on peut en compter une quinzaine et parfois plus; généralement isolés ces nucléoles sont quelquefois réunis par un pont très ténu et leur forme régulière devient d'autres fois irrégulière.

Les petits noyaux entrent en division et les figures aperçues sont normales: métaphase, anaphase, télophase. Par contre aucune mitose n'a pu être observée dans les noyaux hypertrophiés.

Comme dans beaucoup de parasites gallaires l'étude des noyaux serait intéressante à faire: on en signale au passage l'intérêt.

6° APERCU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE.

On peut admettre pour les Cynipides le même point de départ que pour les Tenthredinides. L'insecte vecteur introduit en même temps que les oeufs un liquide qui provoque à son contact une hyperplasie cellulaire; celle-ci se poursuit, et peut-être même s'accroît, sous l'action de sécrétions des oeufs qui organisent en même temps autour d'eux ce qui va être la loge gallaire. Quand la larve éclôt elle provoque alors sur les cellules et les noyaux qui sont à son contact immédiat une hypertrophie maximum par synthèse intranucléaire de chromatine tandis qu'au delà ses effets sont moindres. L'action engendrée par la larve est donc limitée et il est probable que la substance est émise dès le début, en faible quantité; elle n'atteint pleinement que la ou les deux assises voisines du parasite; au-delà, fonction de la concentration créée, les noyaux et les cellules s'hypertrophient, mais à un moindre degré et d'une manière dégressive de l'intérieur vers l'extérieur. La synthèse intranucléaire de chromatine est de moins en moins forte.

Par la suite le parasite détruit les cellules les plus voisines dont on aperçoit les débris en bordure de la cavité parasitaire; à ce moment les cellules sous-jacentes subissent l'action du parasite et leurs dimensions ainsi que celles du noyau atteignent, elles-aussi, leur maximum. Peu à peu il en est ainsi de toutes les cellules d'allure cambiale qui se désorganisent et perdent de leur régularité. Enfin ces modifications peuvent atteindre les cellules parenchymateuses elles-mêmes et leur noyau s'hypertrophie en même temps qu'elles s'enrichissent en cytoplasme; dans ces cellules on n'observe cependant pas les formations fibrillaires si curieuses notées dans les galles jeunes, mais le chondriome, abondant, comprend des éléments granuleux et des batonnets, des amyloplastés aussi, ceinturés par une mince pellicule mitochondriale. A la fin de la cécidogénèse peut s'observer une hypertrophie générale des cellules gallaires, que suit enfin une lignification générale des tissus.

On retrouve dans cette cécidie l'existence de gradients de concentrations, bases de l'action cécidogène. Dans le cas particulier de cette cécidie la substance émise par la larve l'est en faible quantité ou plus lentement, d'où un rayon d'action cécidogène limité; de plus l'action hypertrophiante s'exerce en même temps sur la cellule et le noyau et ici plus fortement sur celui-ci que sur celle-là. La construction de la cécidie fait donc intervenir à la fois l'insecte vecteur et le parasite lui-même.

II. - HYMENOPTEROCECIDIE de RHODITES SPINOSISSIMAE Giraud sur ROSA CANINA L.

La seconde cécidie étudiée est celle du *Rhodites spinosissimae* Giraud sur *Rosa canina* L. Elle s'observe sur les tiges, les pétioles et le limbe des feuilles et même sur les sépales et les fruits. Les échantillons recueillis sont des galles foliaires.

1° RECHERCHES ANTERIEURES .

Cette cécidie signalée dans plusieurs ouvrages généraux, indiquée par Houard dans son catalogue des Zooécidies d'Europe, est décrite brièvement par Ross.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique .

Les cécidies étudiées, toujours fermées, sont le plus souvent de forme globuleuse, mais aussi quelquefois allongées; leur grosseur est équivalente, au maximum, à celle d'un pois, mais Houard en signale ayant atteint celle d'une olive. Elles font saillie de part et d'autre du limbe en deux bombements autour desquels parfois la foliole se déforme, se creuse en cuvette. Au moment de la récolte elles présentaient une belle couleur rouge qui les opposait nettement à la teinte de la feuille normale.

b) en coupe .

La coupe de la cécidie montre que le parasite s'entoure d'une loge nettement caractérisée, au sein de laquelle se creuse la cavité larvaire. Lorsque la galle est globuleuse elle ne renferme qu'une seule loge; il y en a plusieurs quand elle est de forme allongée; la morphologie de la cécidie est donc en relation avec le nombre de loges qu'elle contient .

3° ETUDE ANATOMIQUE .

a) de la feuille normale

On décrira d'abord comme d'habitude, la structure de la feuille normale qui, de chaque côté, prolonge la galle. On y observe nettement une différenciation en parenchyme palissadique et lacuneux, recouverts eux-mêmes d'épidermes aux cellules de grande taille; à noter que le parenchyme lacuneux, traversé par les éléments conducteurs, ne montre que peu de lacunes.

b) étude de la cécidie

Les épidermes normaux se poursuivent sur la cécidie mais leurs cellules, plus grandes que les cellules normales correspondantes, s'étirent tangentiellement; il y a donc hypertrophie en même temps qu'hyperplasie, celle-ci étant déterminée par la croissance de la galle. A l'intérieur des épidermes il n'est plus possible de distinguer un parenchyme palissadique d'un parenchyme lacuneux: la paroi supérieure de la cécidie aussi bien que sa paroi inférieure sont morphologiquement semblables et le nombre d'assises qui les constitue varie avec les galles et les coupes mais est supérieur au nombre normal d'assises de la feuille. Les premières assises, sous-jacentes à l'épiderme, sont collenchymateuses: les membranes cellulaires sont épaissies parfois fortement, mais la cellule garde sa forme normale; puis viennent deux ou trois assises parenchymateuses formées de cellules arrondies et séparées par des méats, et enfin la loge gallaire limitée cette fois par une coque lignifiée. Il arrive que le parenchyme intermédiaire disparaisse, le collenchyme est alors au contact direct de la coque lignifiée. S'il est impossible de distinguer par la forme les cellules qui proviennent les unes du parenchyme palissadique, les autres du parenchyme lacuneux on peut retrouver leur origine grâce aux vaisseaux; pratiquement, comme dans le limbe, seules les régions inférieures de la cécidie présentent des éléments conducteurs - sont homologues par conséquent du parenchyme lacuneux - tandis que la région supérieure ne renferme aucun de ces éléments et correspond donc au parenchyme palissadique. La loge gallaire se situe donc entre les deux parenchymes. Les vaisseaux, du type rayé, ou ponctué, entrent en contact avec la coque lignifiée, qu'ils peuvent pénétrer de manière à arriver au tissu nourricier lui-même .

La coque sclérifiée qui borde extérieurement la loge montre des cellules parfois un peu plus longues que les cellules parenchymateuses voisines; leur paroi est entièrement lignifiée sauf au niveau des ponctuations qui la traversent complètement.

Ces éléments jouent à la fois un rôle de soutien, de protection et aussi de conduction. Toutefois cette coque lignifiée peut se relier dans le limbe normal au faisceau conducteur par des plages importantes de cellules lignifiées; la forme sphérique de sa limite externe n'est donc pas forcément régulière.

Vient enfin le tissu nourricier qui entoure la chambre gallaire. Il se compose de cellules à membranes fines, de taille et de forme diverses, aux contours vaguement sinueux et laissant entre elles des méats. Elles présentent, en général une sorte d'arrangement plus ou moins régulier: les cellules, superposées, s'alignent en travées qui convergent vers le centre de la loge; elles rayonnent donc à partir du parasite pris comme centre; ces cellules, dans l'ensemble augmentent de taille en se rapprochant de la cavité gallaire mais cette hypertrophie est plus accentuée encore pour les assises les plus internes; dans la dernière de ces assises la membrane libre des cellules tend à s'arrondir vers la cavité gallaire. En bordure ou dans la cavité gallaire s'observent des cellules, plus petites, écrasées, parfois même réduites à leur membrane; ce sont des cellules altérées et leur allure particulière est en relation avec l'action parasitaire. On notera enfin que la présence de vaisseaux à un seul côté de la cécidie n'entraîne pas une dissymétrie dans le tissu nourricier; celui-ci est aussi épais en tous ses points, au moins au début. Ceci confirme bien l'hypothèse faite sur le rôle conducteur attribué aux éléments de la coque lignifiée.

En résumé la structure de cette cécidie rappelle celle de la précédente: loge avec tissu nourricier, mais en plus présence d'une coque lignifiée qui parfait en quelque sorte la loge gallaire. Les phénomènes hypertrophiques et hyperplasiques s'y retrouvent, comme dans toute cécidie, mais dirigés, comme dans l'exemple précédent, d'une manière toute particulière. Le parasite organise, par rapport à lui un ensemble tissulaire qui l'enveloppe, le protège et le nourrit. La galle est bien fermée.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE

a) le noyau et la mitose

Le noyau témoin, semi-réticulé, a été décrit dans la galle précédente. (PL IX fig. I)

Dans la cécidie les cellules extérieures à la loge et celles de la coque lignifiée montrent des noyaux du même type, semblables ou légèrement plus volumineux; leur forme générale peut être globuleuse, allongée ou même fusiforme. Les noyaux les plus intéressants sont évidemment ceux du tissu nourricier. On sait déjà que les cellules de ce tissu vont en augmentant de taille de la périphérie vers le centre de la loge; à la grandeur de la cellule correspondra une dimension déterminée des noyaux; ceux-ci augmenteront donc de volume dans le même sens que les cellules (voir l'ensemble des noyaux dans la figure 2 PL IX).

Les noyaux des premières assises extérieures sont

de taille un peu supérieure aux noyaux normaux, puis, en allant vers la cavité gallaire, ces noyaux augmentent de volume et dans les dernières assises ils sont tout particulièrement hypertrophiés; en même temps leur contour devient plus irrégulier, s'incise, se découpe, et c'est ainsi que l'on peut observer, au voisinage de la chambre larvaire, des noyaux aux formes bizarres. Cette hypertrophie est donc plus accentuée pour les dernières assises, situées le plus près du parasite; de ce fait il n'y a pas progressivité absolue; d'ailleurs on se rend bien compte que sur une même assise circulaire (loge vue en coupe) tous les noyaux n'ont pas atteint une taille semblable.

Les premiers noyaux de la loge, (PL IX fig. 2 d) à l'extérieur, ont une structure semblable aux noyaux normaux, puis apparaît, dans les suivants, un réseau de plus en plus abondant, sur lequel se détachent des travées sinueuses plus marquées (PL IX fig. 2 b c); les chromocentres, parfois très épais, parfois granuleux et fins, ou encore étirés, sont plus nombreux; les nucléoles, d'abord uniques augmentent en nombre et les derniers noyaux en possèdent deux ou trois de grande taille à côté de plus petits; ils présentent tous une auréole périnucléolaire. A leur contact se placent des chromocentres parfois en nombre plus élevé (quatre par ex.) et plus gros que ceux des noyaux témoins. Il y a donc hypertrophie nucléaire bien marquée, engendrée essentiellement par une synthèse intranucléaire directe de chromatine, tout particulièrement intense au voisinage du parasite; elle aboutit, tout spécialement dans les dernières assises du tissu nourricier à des noyaux de grande taille, aux formes curieuses.

Dans certains noyaux fortement hypertrophiés de la périphérie de la cavité (PL IX fig. 2 a et a') les tractus chromatiques peuvent constituer la limite même des lobulations tandis que dans d'autres s'observent quelques modifications de la structure chromatique: le réseau de fond s'estompe davantage tandis que se dessinent mieux les travées principales; le noyau tend à se réduire à une sorte de squelette; ces altérations sont en rapport avec la proximité du parasite. D'autres noyaux situés à la limite extrême du tissu nourricier ou à même la cavité larvaire, limités par des lignes incurvées, concaves, sont plus ou moins pycnotiques; contractés, dépourvus de toute structure organisée, ils se montrent colorés en violet avec des plages nuancées en plus clair ou en plus sombre (PL IX fig. 2 ap). Les processus d'altération déjà commencés dans les assises précédentes sont en voie d'achèvement.

Comme dans la cécidie précédente les noyaux montrent une hypertrophie dans le tissu nourricier, mais celle-ci est extrêmement marquée au voisinage du parasite, de telle sorte que le rapport nucléo-plasmique, dans ces cellules de grande taille, demeure tout de même élevé. En outre, cette action hypertrophifiante exagérée semble être, en même temps, le point de départ de l'altération des noyaux.

On ne peut que signaler l'absence de toute figure de mitose dans les échantillons étudiés. Des aspects nucléaires rappellent des fins de télophase mais seulement à la limite extérieure du tissu nourricier, contre la coque lignifiée; ceci est normal car les dernières figures de mitose se trouvent, comme pour la cécidie précédente, dans cette zone.

L'augmentation de volume des noyaux est due, comme dans le tissu nourricier précédent, à l'action hypertrophiante du parasite, d'autant plus forte qu'elle s'exerce sur des noyaux plus rapprochés et qui provoque une synthèse intranucléaire de chromatine.

b) le cytoplasme

Ce qui frappe d'abord l'observateur c'est la richesse en tanoïdes des cellules autres que celles du tissu nourricier; celui-ci n'en renferme que dans ses cellules les plus externes et pratiquement pas dans les assises les plus profondes. Par contre ses cellules sont, au moins celles situées dans les deux ou trois assises placées au voisinage de la cavité, très riches en cytoplasme; celui-ci abondant, remplit toute la cellule mais de très nombreuses alvéoles le creusent qui sont autant de petites vacuoles et lui donnent l'aspect d'un réticulum; souvent tout autour du noyau le cytoplasme plus compact s'amasse en grande quantité. Mais cette abondance décroît au fur et à mesure que les cellules s'éloignent du centre de la loge, de sorte que les dernières cellules sont réduites à un cytoplasme pariétal, visible surtout aux angles; elles deviennent en même temps, de plus en plus claires car les vacuoles augmentent en nombre et en dimensions. Dans la cavité gallaire les cellules altérées sont transparentes, vides et ont perdu à peu près tout le cytoplasme.

En résumé comme dans toutes les autres cécidies le voisinage du parasite engendre une synthèse accrue de matière vivante.

5° LE PARASITE

Le Feulgen réussit très bien avec les noyaux du parasite. On note la présence de noyaux à gros grains de chromatine, avec des nucléoles, qui rappellent ceux décrits pour le parasite de la cécidie précédente.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE

Après la piqure initiale se produit, ici aussi, un parenchyme homogène au sein duquel s'organisera au contact du parasite la loge gallaire, présentant une structure analogue à celle du *Rhodites rosae*. Les hypothèses émises pour cette dernière cécidie nous paraissent applicables à celle-ci mais la présence d'une gaine lignifiée qui cependant ne perturbe pas la constitution de la loge permet de penser que la substance agissante émise par le parasite est de nature légèrement différente de celle du *Rhodites rosae*; d'autre part les cellules du parenchyme général ne subissent pas ultérieurement l'action hypertrophiante du parasite comme c'était le cas dans la cécidie précédente; il est possible que la gaine lignifiée puisse jouer un rôle dans cette inhibition en freinant le passage de la substance émise.

III. - HYMENOPTEROCECIDIE de DIASTROPHUS RUBI Hartig sur RUBUS COESIUS L.

Le long de l'Orge, entre Longpont et Ste Geneviève des Bois (S. & O.) dans un massif de Rubus coesius L. a été ramassée, mais à un seul exemplaire, une galle provoquée par un Cynipide: *Diastrophus rubi* Hartig.

1° RECHERCHES ANTERIEURES .

Ross qui la signale dans son traité indique qu'elle peut atteindre 8 cm de long sur 1 cm de large. Maresquelle en dit quelques mots (1935) mais seulement en fonction des grands problèmes de la cécidogénèse. A noter que Küster précise qu'elle s'ouvre en éclatant dans le sens de la longueur.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique .

Cette cécidie transforme complètement la tige qui la porte en augmentant considérablement son diamètre; elle se présente sous forme d'un renflement très allongé - 6 à 7 cm de long - de la grosseur du petit doigt en son milieu et qui s'amincit aux deux bouts; sa surface mammelonnée porte des feuilles très réduites; les mammelons, qui correspondent chacun à une loge larvaire, sont très nombreux car la cécidie renferme une grande quantité de parasites. Sa couleur générale est verdâtre. C'est aussi une galle fermée. Elle peut également, d'après Houard, siéger au niveau des pétioles,

b) en coupe .

Quelle que soit la manière dont est menée la coupe (PL IX fig. 3) longitudinale ou transversale, la cécidie apparaît formée d'un certain nombre de cavités larvaires arrondies, très nettement délimitées (loges) et réunies par un parenchyme qui, situé au centre de la tige, correspond au parenchyme médullaire. L'écorce et l'épiderme englobent l'ensemble extérieurement, mais sur une épaisseur souvent faible .

3° ETUDE ANATOMIQUE .

a) de la tige normale .

Sous un épiderme régulier, fortement cutinisé, se placent quelques assises de collenchyme - quatre à six environ - puis viennent les assises parenchymateuses qui constituent le parenchyme cortical; on remarque que les assises les plus internes de ce tissu sont formées de cellules plus grandes que les autres; une gaine scléreuse, irrégulière en épaisseur et plus ou moins continue se superpose ensuite au liber tandis que la zone génératrice libéroligneuse s'intercale entre ce dernier et le bois. Les formations secondaires sont plus ou moins avancées suivant l'âge de la tige et l'on peut voir le cas échéant des vaisseaux primaires en régression,

Enfin la moelle de la tige renferme deux types de cellules: les unes de grande taille, aux contours arrondis, qui sont les vraies cellules médullaires, les autres de petite taille, plus anguleuses ou limitées par des lignes incurvées et qui sont les cellules à tanin. La moelle est très importante par rapport au parenchyme cortical.

b) étude de la cécidie.

L'épiderme gallaire (PL IX fig. 4) paraît formé de cellules aux dimensions voisines de la normale, faiblement cutinisées, mais de forme et de dimensions diverses, parfois allongées tangentiellement, parfois au contraire, quasi-cubiques. La surface externe de ces cellules est bombée et trace une ligne très sinueuse, certaines faisant saillie, d'autres se plaçant en retrait. Cet épiderme recouvre une écorce, parfois peu étendue, parfois développée: des cellules hypertrophiées à des degrés divers s'y ajoutent à des cellules d'apparence normale. En somme les cellules gardent, avec une hypertrophie plus ou moins marquée, la même forme que dans l'écorce normale, mais d'une part le nombre d'assises a faiblement augmenté et d'autre part le collenchyme et la zone scléreuse ont disparu. Viennent après, dans la galle, très souvent, les éléments conducteurs irrégulièrement disposés et enfin la zone centrale au sein de laquelle se situent les loges larvaires. Ces dernières sont donc plongées à même la région médullaire de la tige, mais prennent contact avec les éléments conducteurs voisins. Chaque loge, de forme globuleuse, est constituée de tissus néo-formés qui entourent la cavité gallaire et se spécialisent en donnant le tissu nourricier et une coque lignifiée protectrice.

Le tissu nourricier, large de 6 à 7 assises cellulaires, commence à la coque lignifiée et se termine à la cavité gallaire; ses cellules, dirigées souvent suivant le rayon de l'ensemble, présentent toutes une membrane fine, de nature pecto-cellulosique, des contours réguliers ou sinueux et sont séparées parfois par des méats. Leurs dimensions vont en croissant de la coque lignifiée vers la cavité gallaire et cette augmentation s'accroît même pour les cellules placées au voisinage de la cavité parasitaire. A observer le tissu nourricier dans son ensemble, on remarque que parfois, on passe régulièrement des cellules de petite taille bordant la coque lignifiée aux grandes cellules limitant la chambre du parasite; mais que, dans d'autres cas, peut-être à cause du parasite qui fait sentir plus nettement sa présence, les cellules proches de ce dernier s'hypertrophient brusquement par rapport aux cellules de l'assise précédente. Il n'y a pas progressivité absolue. En bordure de la cavité parasitaire s'observent des cellules ouvertes par suite de la déchirure de leur membrane, ou encore des cellules aplaties: ce sont des restes de cellules antérieures; enfin la cavité parasitaire peut-être jonchée de débris d'allure cytoplasmique provenant aussi d'anciennes cellules limitantes.

La coque lignifiée, qui se place à l'extérieur du tissu nourricier, est d'épaisseur irrégulière et l'enveloppe com-

plètement. Elle peut se partager en deux zones aux limites non bien définies et dont la plus externe peut même disparaître par endroits; cette dernière est formée de cellules aux parois encore faiblement lignifiées et semble faire la transition entre le parenchyme voisin et la zone interne dont les cellules ont des parois plus fortement épaissies; toutefois on remarque qu'en bordure du tissu nourricier les cellules sont faiblement lignifiées - c'est d'ailleurs un fait assez général et même signalé dans des Diptéroécidies: celle d'Oligotrophus tiliae par ex - ; en outre la lignification peut gagner, mais plus rarement certaines travées radiales du tissu nourricier et arriver ainsi en bordure de la cavité gallaire. Les éléments qui composent la coque lignifiée sont relativement courts et leur paroi, vue de face, présente de larges perforations; ces éléments jouent manifestement, en dehors de leur rôle de soutien et de protection, un rôle conducteur; on voit d'ailleurs les éléments conducteurs venir se placer contre eux et pénétrer la coque lignifiée.

Le parenchyme central est constitué en grande partie de deux types de cellules: les unes de petite taille ou de dimensions moyennes pentagonales ou allongées aux lignes incurvées les autres bien plus grandes et de forme arrondie; celles-ci rappellent les cellules médullaires et les autres les cellules à tanin de la moelle normale. leurs dimensions semblent équivalentes aux cellules correspondantes normales. Au voisinage de la loge les cellules sont cependant plus petites et peuvent plus ou moins se lignifier; mais, en général, pour ces parenchyms les membranes cellulaires restent minces, des méats séparent les cellules dans les angles et il y a peu de tanin.

c) en résumé

La cécidie ne montre que de faibles modifications histologiques, en dehors des loges. Les tissus corticaux par exemple sont peu modifiés, le parenchyme médullaire également à part les phénomènes d'hyperplasie et d'hypertrophie habituels. Par contre la présence de nombreuses loges et la constitution particulière de ces dernières donne un caractère très spécial à la galle. Le parasite agit essentiellement à son voisinage immédiat; son action est limitée, peut-on dire, dans l'espace mais par contre des néoformations très curieuses apparaissent à son contact. Cette cécidie qui présente des rapports évidents avec les précédentes est bien une galle fermée.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE

a) le noyau et la mitose

On retrouve dans le noyau normal et le noyau des cellules de l'épiderme, des parenchyms cortical et médullaire et des éléments lignifiés de la cécidie, la même structure et les mêmes dimensions. De forme générale allongée ou arrondie limité par une membrane bien définie, ce noyau - aussi bien normal que gallaire - est de contour le plus souvent régulier. La chromatine y

apparaît, dans un suc nucléaire rosé ou peu coloré, sous forme d'un réseau pas toujours bien défini, dans lequel on peut reconnaître des lignes chromatiques irrégulières, qui s'entrecroisent - certaines plus marquées que d'autres - et sur lesquelles se détachent des chromocentres, le plus souvent granuleux et nettement colorés; l'ensemble constitue un réseau à mailles laches qui classe le noyau dans le type semi-réticulé. En général, il ne possède qu'un seul nucléole, entouré d'une faible auréole périnucléolaire, sur lequel viennent se fixer un ou deux chromocentres assez gros et nettement visibles; plus rarement coexistent deux nucléoles qui sont alors de petite taille.

Le tissu nourricier va montrer des noyaux plus intéressants. Dans l'assise ou les deux assises, aux cellules particulièrement hypertrophiées, qui bordent la cavité gallaire les noyaux sont particulièrement volumineux: ils arrivent à occuper les trois-quarts en hauteur et en largeur de la cellule, elle-même très agrandie, et se retrouvent dans quatre ou cinq coupes successives (PL IX fig. 5 a b c d); leur contour très irrégulier dessine des lobes profonds, parfois bizarres, séparés par des sillons plus ou moins étroits, d'où des aspects nucléaires curieux.

La structure chromatique de ces noyaux est aussi très curieuse (PL IX fig 5a et 6); dans un suc nucléaire rosé la chromatine se répartit d'abord suivant des lignes principales plus colorées, qui paraissent semblables à un fil se déroulant dans le noyau, formant par places des anses, s'enroulant sur lui-même en boucles et constituant la limite même de la plupart des lobes nucléaires; ces filaments chromatiques s'épaississent irrégulièrement et peuvent porter des chromocentres. En relation avec ces lignes principales s'intercale un réseau plus fin, quoique à mailles encore larges, moins coloré, ponctué çà et là de grains de chromatine. La structure chromatique reste celle d'un noyau du type semi-réticulé, mais avec une coloration moins marquée, des chromocentres moins nettement définis. Tout cela ajoute à l'aspect curieux déjà donné par la forme et l'accentue. En général, ils ne possèdent qu'un seul nucléole, mais volumineux et presque toujours globuleux; la coloration au Feulgen-vert -lumière le teint entièrement en vert ou fait ressortir plus souvent, une mince bordure verte tandis que la partie centrale apparaît en gris ou gris rougeâtre; d'autre part, il est parsemé de tâches nombreuses, plus claires et presque transparentes, de dimensions variables qui correspondent aux cavernes nucléolaires; enfin des chromocentres, plus nombreux que normalement et de tailles diverses, apparaissent fixés en bordure mais restent le plus souvent en relation avec l'armature chromatique du noyau.

Les limites nucléaires deviennent d'ailleurs souvent imprécises, en particulier dans les cellules qui, en bordure même de la cavité parasitaire, sont en voie de destruction; il est alors difficile, surtout avec la coloration à l'hématoxyline, de distinguer en certains endroits la membrane nucléaire de la masse cytoplasmique, car la teinte de fond se rapproche de celle du noyau et rend ses limites incertaines. La structure nucléaire révèle dans certaines zones

un réseau analogue à celui décrit plus haut et dans d'autres zones des granulations noirâtres: le noyau est en voie de pycnose probable, comme le montrent d'ailleurs les colorations au Feulgen. On a l'impression d'une dispersion du matériel chromatique dans le cytoplasme.

Enfin les cellules qui subsistent à l'intérieur de la chambre larvaire, vidées plus ou moins de leur contenu, renferment un noyau pycnotique qui diminue de volume par aplatissement et dont la coloration rouge, très poussée par places, passe au violet noir en d'autres endroits; sa structure devient méconnaissable sauf parfois dans certaines régions. La désagrégation peut être plus poussée encore: on n'aperçoit alors, dans une masse de cytoplasme placée à même la chambre larvaire, que de petits grumeaux rougeâtres, éparpillés ou réunis par des tractus.

En-deçà de ces assises particulières, les autres cellules du tissu nourricier présentent des noyaux moins hypertrophiés et dont la taille diminue lorsqu'on se rapproche de la coque lignifiée, en même temps que se régularise leur contour. Tout d'abord les noyaux quoique encore hypertrophiés, ont déjà fortement diminué de volume: leurs dimensions baissent environ de moitié par rapport aux noyaux volumineux voisins, ce qui est considérable (PL IX fig 7); les lobes qui les découpent sont moins accentués; ils s'ensuit un contour général moins anormal. Plus près encore de la coque lignifiée le noyau est devenu régulier et les dimensions nucléaires analogues à celles des noyaux des cellules externes voisines. En même temps leur structure se rapproche de la normale, en particulier les chromocentres paraissent plus nets, tandis que le nucléole diminue de volume lui-aussi (PL IX fig 8).

On notera que l'augmentation de volume des noyaux, de l'extérieur vers l'intérieur, n'est pas forcément une augmentation régulière; on peut trouver côte à côte un noyau de volume moyen et un très gros noyau.

La formation du tissu nourricier semble devoir procéder de mitoses normales: la présence d'aspects télophasiques dans les assises voisines de la coque lignifiée paraît bien le montrer; par contre aucune figure mitotique n'a été décelée au voisinage des cellules possédant un noyau volumineux. Le parasite agit alors sur ces organites par hypertrophie seulement, du fait qu'ils sont arrivés à son contact.

En résumé on constate dans la loge gallaire une hypertrophie du noyau essentiellement due à une synthèse intranucléaire directe de chromatine. Elle est tout particulièrement marquée au voisinage même de la cavité gallaire: l'hypertrophie atteint là son maximum. Chose remarquable elle est plus intense sur le noyau que sur la cellule; elle-même cependant hypertrophiée. De ce fait il s'ensuit que le rapport nucléo-plasmique reste, dans ces cellules, élevé.

b) le cytoplasme.

Ce sont évidemment les cellules fortement hypertrophiées, à noyau volumineux, qui sont les plus riches en cyto-

plasme et apparaissent très colorées. Le cytoplasme, dense, est creusé d'un réseau de vacuoles très nombreuses, généralement arrondies, de dimensions diverses mais souvent faibles et qui peuvent s'agréger. Les assises les plus externes sont nettement moins riches en matière vivante : le cytoplasme devient pariétal tandis que le centre de la cellule est occupé par une ou deux grandes vacuoles. Le contraste est frappant entre les assises situées aux extrêmes; dans les assises intermédiaires, les cellules montrent, dans un cytoplasme moins coloré, des vacuoles de grande taille, encore nombreuses et de forme quelconque. En résumé la quantité de matière vivante augmente quand on se rapproche du parasite.

Les cellules lignifiées sont, de même que les cellules des assises immédiatement extérieures, encore bien pourvues en cytoplasme. Enfin au-delà dans les parenchymes de la cécidie, les cellules, beaucoup plus pauvres en cytoplasme, apparaissent particulièrement claires.

c) le chondriome.

Les cellules des parenchymes de la cécidie montrent un chondriome granuleux; ces mitochondries, accompagnées le cas échéant de plastas, sont dispersées dans un cytoplasme peu abondant et surtout localisé contre les parois cellulaires.

Dans les tissus néoformés de la loge gallaire, le chondriome va modifier son aspect. C'est ainsi que les cellules de la coque lignifiée, renferment à côté d'éléments granuleux toujours nombreux, des chondriosomes bacilliformes; par ailleurs, ces cellules renferment aussi quelques plastas mais moins volumineux que ceux des cellules corticales.

Le chondriome dans les cellules du tissu nourricier éloignées du parasite paraît rappeler celui des cellules lignifiées et se présente sous forme de granulations nombreuses, isolées ou groupées en chapelets et de chondriocentes courts, moins nombreux, droits ou incurvés; par contre dans les cellules hypertrophiées au maximum et voisines du parasite (PL IX fig 9) le chondriome abondant voit la forme filamenteuse prédominer. Il se produit une sorte d'enchevêtrement des chondriosomes très caractéristique, accentuée du fait qu'ils sont groupés essentiellement tout autour du noyau. Ces éléments - parfois très flexueux et alors très allongés, ou courts et rigides - ne paraissent pas être toujours d'un calibre régulier mais présentant des régions plus épaisses séparées par des parties plus fines; ces aspects correspondent peut-être à un début d'altération provoqué par le parasite, en relation avec la dégradation nucléaire. Enfin existent d'autres cellules où le chondriome est difficilement visible: ces organites ont plus ou moins complètement disparu ou sont mal colorés et alors agrégés, noirâtres. On peut penser que ces cellules sont à la fin de leur évolution ou en voie de mortification.

Il n'en reste pas moins que le chondriome dans les

cellules voisines du parasite montre une densité plus grande, dans un cytoplasme très abondant et creusé seulement de petites vacuoles: tous aspects qui indiquent une grande activité cellulaire; de plus la concentration des chondriosomes, autour du noyau, semble accentuer cette idée d'une sur-activité des éléments vitaux, protoplasmiques.

5° LE PARASITE .

Le parasite possède des noyaux très chromatiques dont certains fortement hypertrophiés, et que le Feulgen a colorés d'une façon excellente en violet foncé. Les uns sont petits, de forme régulière et arrondis, d'autres, au contraire, plus grands, sont dans la majorité des cas, très irréguliers.

Les noyaux du premier type (PL IX fig IO a) présentent des granulations ou des batonnets dont l'épaisseur est assez marquée; les granulations restent isolées ou sont réunies parfois par des anastomoses ou des tractus légers; le suc nucléaire est rougeâtre. Les autres noyaux (PL IX fig IO b et c) sont formés aussi par ces granulations, mais ici extrêmement nombreuses et serrées, parfois arrangées en chapelets et au milieu dequelles s'observent de gros chromocentres; on ne distingue pas de nucléoles; le fond est beaucoup plus clair, plus transparent que dans le noyau de petite taille . Plongés dans une masse cytoplasmique creusée de vacuoles régulières, ces noyaux en épousent les contours et remplissent les trabécules cytoplasmiques; leur forme est donc bizarre et les lignes qui les limitent sont souvent incurvées.

Cette étude des noyaux des parasites, à peine esquissée, serait certainement un travail des plus intéressants.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE .

Les hypothèses formulées pour les précédentes cécidies de Cynipides gardent ici leur valeur .

IV - HYMENOPTEROCECIDIE D'AULACIDEA HIERACII Bouché sur HIERACIUM MURORUM L.

Cette cécidie est volumineuse; de forme globuleuse ou ovoïde elle intéresse la région terminale de la tige sur plusieurs entre-noeuds qui cessent tout allongement et s'hypertrophient. Sa surface est légèrement couverte de poils .

1° RECHERCHES ANTERIEURES .

Déjà observée par Beyerinck (1883) son étude est reprise par Houard dans sa thèse (1903) : il décrit la structure de la galle jeune prise non pas sur un sommet de tige mais le long de la tige elle-même . Il observe autour de la cavité larvaire

les " deux couches nourricière et scléreuse que l'on rencontre habituellement dans toutes les galles produites par les Cynipides ... Toutes les cellules nutritives et toutes les cellules protectrices ont un diamètre transversal de 50 à 55 microns; elles sont disposées en files rayonnantes convergeant vers la cavité larvaire ". Il signale enfin l'hypertrophie de l'écorce dont les cellules les plus externes " s'allongent surtout tangentiellement jusqu'à atteindre 210 microns (au lieu de 30) " tandis que l'épiderme " se cloisonne aussi pour suivre l'augmentation en volume de la région centrale de la tige et fournit des cellules un peu plus longues que les cellules normales " .

Küster (1911) signale cette galle dans son ouvrage.

Pour Ross la galle âgée présente la structure anatomique suivante: il y a plusieurs chambres larvaires habitées chacune par une larve et réparties d'une manière irrégulière dans la moelle . La cavité larvaire est entourée d'un tissu nourricier et d'une couche dure (hartschicht) dont les cellules aux parois épaissies sont pauvres en cytoplasme . Le parenchyme qui entoure les cavités larvaires se forme grâce à des divisions nombreuses et répétées des cellules . Les faisceaux conducteurs sont peu transformés . Ross décrit également le cycle de reproduction de cet insecte. Sur le tissu nourricier il ne donne aucun détail.

2° ETUDE DE LA CECIDIE .

En coupe elle montre plusieurs loges qui renferment chacune une larve et qui sont réunies entre elles par un parenchyme général traversé par les éléments conducteurs .

Chaque loge, exactement constituée comme dans les exemples précédents, montre, entourant la cavité gallaire un tissu nourricier, enveloppé lui-même d'une coque ligneuse . Il y a parfois interférence des formations gallaires entre elles et l'on peut observer par exemple une coque lignifiée commune à deux parasites.

Le tissu nourricier présente la même apparence que dans les cas précédents: cellules hypertrophiées avec gros noyaux vers le parasite, cellules normales avec noyaux normaux vers la zone lignifiée; les cellules vont donc - comme les noyaux - en augmentant de volume depuis la coque lignifiée jusqu'à la cavité larvaire et sont, comme d'habitude, groupées en files convergentes vers le centre de celle-ci; les plus proches de cette dernière sont riches en cytoplasme tandis que les autres en sont moins abondamment pourvus; aux abords de la cavité gallaire s'observent des cellules mortifiées.

Le noyau normal est ici du type réticulé, avec des plages chromatiques plus marquées, et un nucléole . Le noyau gallaire hypertrophié est très irrégulier, qu'il soit découpé par des lobes profonds allant à la limite de la fragmentation ou que son contour reste simplement sinueux; il est toujours chromatique

et l'on retrouve la structure réticulée analogue à celle du noyau normal; le nucléole est devenu plus gros. Il y a eu synthèse intranucléaire directe de chromatine. Dans d'autres noyaux hypertrophiés on voit apparaître sur un fond réticulé plus clair des filaments chromatiques qui s'entrecroisent et constituent comme une trame principale à l'intérieur du noyau; il semble que ces noyaux soient en voie de déchromatinisation. Il y a enfin des noyaux pycnotiques.

Les poils ne paraissent montrer que des noyaux de dimensions et de structure voisines des noyaux normaux.

En résumé cette cécidie rappelle les Hyménoptéroécidies précédentes et est, comme elles, une galle fermée.

V. - HYMENOPTEROCECIDIE d'AULAX GLECHOMAE L. sur GLECHOMA HEDERACEA L.

La cécidie suivante due au Cynipide *Aulax Glechomae* L. sur *Glechoma hederacea* a été ramassée le long de la route qui réunit les deux villages d'Aubière et de Beaumont dans la banlieue de Clermont-Ferrand (P. de D.)

1° RECHERCHES ANTERIEURES

Houard (1903) l'étudie dans sa thèse et désigne l'insecte sous le nom d' *Aulax Latreilli* ; il décrit la galle caulinnaire de cet Hyménoptère au point de vue morphologique et anatomique et note la présence d'une couche scléreuse protectrice et d'une couche nutritive. Les cellules de cette couche nutritive ont des parois minces, cellulósiques et leur taille est de 60 à 70 microns; elles contiennent un protoplasme riche en matières grasses et un gros noyau hypertrophié de 18 microns de diamètre; elles servent de nourriture à la larve. La figure indiquée comme correspondant à ces noyaux montre simplement des vésicules arrondies dans la cellule, sans aucun détail structural. Enfin il note que " l'écorce de la galle est trois ou quatre fois aussi épaisse que l'écorce de la tige; elle comporte des cellules très allongées tangentiellément (jusqu'à 150 microns). Elle est recouverte par les cellules épidermiques hypertrophiées ". Les observations cytologiques restent donc sommaires.

Küster (1911) la signale dans son traité mais sans donner d'indications cytologiques.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique .

Le parasite provoque sur la feuille de *Glechoma hederacea* L. le développement d'une galle charnue, de forme globuleuse, qui fait saillie de part et d'autre du limbe et peut atteindre la grosseur d'une bille à jouer; colorée en rouge brun mélangé de

vert parfois, elle est recouverte de poils nombreux et longs. Ces cécidies restent isolées sur le limbe ou s'associent entre elles; dans ce dernier cas elles sont soudées étroitement et s'interpénètrent plus ou moins intimement; l'ensemble, formé extérieurement de coupes hémisphériques de dimensions variables, peut atteindre la grosseur d'une petite pomme. D'après Houard ces cécidies se rencontrent aussi sur les tiges et les pétioles.

b) en coupe.

En coupe la cécidie (PL X fig I) se montre prolongée de part et d'autre, et à peu près à mi-hauteur, par le limbe de la feuille. La cavité gallaire, de dimensions généralement réduites enveloppée du tissu nourricier, en occupe le centre; le reste de la paroi, parenchymateux dans la cécidie jeune, est partagé en deux régions d'épaisseur très inégales, par une gaine sphérique d'éléments conducteurs; de cette gaine partent des cordons conducteurs qui, traversant tout le parenchyme interne, arrivent jusqu'au tissu nourricier; enfin l'ensemble est recouvert par un épiderme porteur de nombreux poils tecteurs et sécréteurs.

3° ETUDE ANATOMIQUE.

a) la feuille normale.

La feuille normale (PL X fig I a) présente les deux parenchymes palissadique et lacuneux. Le premier, recouvert d'un épiderme banal comprend une assise de cellules nettement rectangulaires, le second montre environ trois assises de cellules arrondies de grande taille, laissant entre elles des méats d'importance variable ou de petites lacunes. L'épiderme inférieur est formé de cellules à peu près semblables à celles de l'épiderme supérieur ou légèrement plus petites.

Sur les deux épidermes se retrouvent les poils tecteurs et sécréteurs des Labiacées; les premiers (PL X fig 2 b) très longs sont formés par une dizaine de cellules au maximum, placées en ligne, la dernière cellule terminée en pointe; les seconds beaucoup plus petits que les autres ont l'aspect bien connu des poils sécréteurs de Balotte ou de Menthe : pédicelle et tête sécrétrice. (PL X fig 3)

b) étude de la cécidie

A un stade jeune la cécidie présente les aspects suivants: elle est entourée d'un épiderme général, dont les cellules à peu près toutes semblables et de forme quadrangulaire, sont plus petites ou du même ordre que les cellules épidermiques de la feuille. Cet épiderme porte, comme la feuille elle-même des poils tecteurs et sécréteurs; Les poils tecteurs nombreux sont plus longs que les témoins, mais il est remarquable que le nombre de cellules qui les constitue ne présente pas de changements : ces cellules se sont seulement hypertrophiées; il n'y a pas eu multiplication cellulaire. La comparaison sur le dessin des poils tecteurs normaux et gallaires est suffisamment démonstrative de leur hypertrophie (PL X fig 2 a et 2 b)

Les poils sécréteurs présentent, eux-aussi, des modifications analogues quant à leurs dimensions, mais leur structure reste la même avec un pédicelle basal et une tête sécrétrice. Enfin on observe mais plus rarement - comme dans la feuille d'ailleurs - des poils sécréteurs unicellulaires, également hypertrophiés. (PL X fig. 5 ; comparer avec la figure 3 même planche)

En dessous de l'épiderme (PL X fig. 4) se placent tout d'abord une ou deux assises de cellules analogues comme forme et dimensions aux cellules épidermiques; puis un parenchyme, de sept à huit assises, dont les cellules, nettement plus grandes et de forme arrondie, laissent entre elles des méats. Cette sorte de cortex gallaire se termine aux éléments conducteurs qui entourent la partie centrale de la cécidie, partie la plus importante en volume. Ces éléments conducteurs forment une gaine à peu près continue, sphérique, et se rattachent aux éléments identiques de la feuille, de même que le cortex se rattache - par l'intermédiaire d'un parenchyme homogène à cellules arrondies - aux parenchymes foliaires normaux. Dans cette gaine ou coque conductrice les éléments lignifiés du type rayé surtout, peu nombreux et éloignés, sont accompagnés de cellules aplaties, allongées qui évolueront plus tard en éléments lignifiés.

La partie centrale de la cécidie peut se diviser en deux régions qui s'interpénètrent à leur point de contact. La plus externe - et la plus importante en même temps - comprend une vingtaine d'assises de cellules arrondies, à paroi mince, avec des méats, dont l'ensemble d'allure parenchymateuse, pourra être qualifié de médulle (PL X fig. 6). Ces cellules paraissent disposées sans ordre apparent et les mitoses que l'on peut y apercevoir se font d'ailleurs dans des directions quelconques; de grande taille au voisinage de la gaine conductrice, leurs dimensions diminuent en se rapprochant du centre et l'on passe ainsi progressivement à la deuxième région, tout à fait interne. Celle-ci va jusqu'à la cavité gallaire et est constituée d'une manière tout à fait différente; on y retrouve ces aspects, déjà observés dans d'autres cécidies, qui définissent la loge gallaire (PL X fig. 7). Les cellules ne sont plus disposées sans ordre mais au contraire s'agent en files rayonnantes, à partir d'un centre qui est celui de la cavité larvaire. Ces cellules superposées les unes aux autres dans une même file, de faibles dimensions qu'elles sont d'abord, augmentent de taille en se rapprochant du parasite; à son contact les cellules s'hypertrophient, deviennent sensiblement isodiamétriques et leur face libre bombe vers la cavité parasitaire. Il existe ainsi tout autour du parasite, deux ou trois ou quatre assises de cellules plus grandes, nettement plus grandes que leurs voisines de la file, plus petites cependant que les cellules de la médulle: ce sont les assises nourricières; les cellules plus petites qui les surmontent, nombreuses, sont rectangulaires et allongées dans le sens radial. Cette zone, plus étalée, est moins nettement circonscrite que dans la galle de *Rhodites rosae* et les cellules y sont surtout plus grandes. On retrouve comme toujours en bordure de la cavité des cellules mortifiées.

Un aspect particulier de cette cécidie est la

présence dans la médulle de cordons essentiellement cellulotiques qui se détachent de la gaine périphérique et viennent, après un trajet plus ou moins sinueux, se terminer au niveau des assises nourricières elles-mêmes. Ces cordons conducteurs encore nombreux se distinguent fort bien des cellules du parenchyme environnant par leurs cellules étirées radialement, plus petites, et par la présence de quelques vaisseaux; par ailleurs ils sont capables de s'anastomoser entre eux et constituent ainsi à travers la médulle un lacis ou réseau conducteur très curieux. On a déjà observé dans d'autres cécidies des cordons conducteurs allant jusqu'à la cavité gallaire mais peu nombreux; ici l'aspect de ces cordons, leurs nombreuses anastomoses, l'allure de l'ensemble en font vraiment quelque chose de particulier.

Si l'on prend maintenant une galle avancée, on n'observera pas de modifications quant à la structure générale; cependant la cécidie est beaucoup plus grosse qu'auparavant; ses dimensions ont doublé, triplé même; quelle en est la cause?

La comparaison des dessins de tissus homologues permet immédiatement de la déceler; il y a eu hypertrophie de toutes les cellules de la galle, aussi bien des cellules épidermiques, du cortex (PL X fig. 8) et de la médulle (PL X fig 9) que des cellules de la loge (PL X fig. 10). Cette hypertrophie est extrêmement puissante si bien que les dimensions cellulaires peuvent se trouver multipliées jusqu'à quatre fois en longueur, deux fois en largeur; il apparaît même que les cellules se sont surtout allongées dans le sens tangentiel pour le cortex et la médulle, tandis que pour la loge gallaire elles se sont étirées dans le sens radial. Pendant la croissance de la cécidie se poursuit la multiplication cellulaire; il est certain qu'elle a joué un rôle dans l'augmentation du volume gallaire; cependant son rôle semble bien faible à côté de l'action hypertrophisante; par exemple on dénombre environ vingt-cinq assises de cellules dans la médulle d'une galle âgée, une vingtaine dans la galle jeune: il est évident que ces cinq assises supplémentaires ne peuvent à elles seules doubler ou tripler les dimensions de la cécidie; d'ailleurs pour le cortex le nombre d'assises n'a pratiquement pas changé et son épaisseur a doublé ou presque; c'est donc à une action hypertrophisante qu'il faut attribuer l'essentiel de l'augmentation volumétrique de la cécidie.

Dans cette même galle ou dans une autre plus âgée s'observent d'autres aspects. Il se produit tout d'abord à la limite commune de la loge et de la médulle une lignification des membranes; les cellules, courtes, situées à ce niveau se lignifient entièrement sauf au niveau de ponctuations qui restent cellulotiques; il se construit ainsi une coque lignifiée tout autour du tissu nourricier qui va jouer encore une fois, ici comme dans les cécidies précédentes, un rôle protecteur et conducteur. Cette lignification atteint aussi les cordons conducteurs de la médulle qui sont alors formés de cellules lignifiées allongées, avec de nombreuses ponctuations et des vaisseaux du type rayé le plus souvent; il a été rencontré, mais plus rarement, des vaisseaux spiralés en bordure de ces cordons conducteurs; dans le tissu nourricier, enfermé maintenant dans sa coque sclérifiée, les cordons se prolongent seulement par des cellules cellulotiques.

Enfin dans les galles les plus âgées le parenchyme de la médulle tend à se résorber, à disparaître; subsistent seuls ou à peu près les cordons conducteurs qui paraissent - vus dans un seul plan - tenir la loge gallaire comme les rayons d'une roue tiennent le moyeu.

En résumé la structure de cette cécidie rappelle celles d'autres Cynipides, les Rhodites en particulier. Il faut cependant remarquer que dans la cécidie présente, se distinguent nettement plusieurs régions : cortex, médulle et loge; par contre la lignification est tardive, aussi bien pour la coque sclérifiée que pour les cordons conducteurs; ceux-ci considérablement développés facilitent, peut-être, l'hypertrophie de la médulle qu'ils pénètrent profondément et qu'ils irriguent. Le tissu nourricier garde son type habituel et la loge est à la fois bien fermée, bien individualisée.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau et la mitose.

Le noyau normal du limbe, généralement arrondi, ou subglobuleux, est relativement pauvre en chromatine (PL X fig. II a et b); celle-ci se répartit en chromocentres granuleux, de dimensions variables mais en général de petite taille, réunis par des tractus plus ou moins apparents et beaucoup plus pâles, qui simulent un réseau; le noyau est donc du type semi-réticulé. Le suc nucléaire est pâle et le nucléole, petit, entouré d'une faible auréole périnucléolaire, s'accompagne d'un, quelquefois deux chromocentres plus gros.

Les noyaux de la cécidie jeune présentent le même aspect semi-réticulé; en dehors des assises nourricières leurs dimensions sont sensiblement les mêmes avec parfois une légère augmentation de volume pour les noyaux de la médulle éloignés de la loge (PL X fig. I2 a et b). Leur forme peut varier suivant la cellule et de ronde devenir fusiforme; quant au nucléole il est parfois plus gros. Il n'y a donc pas de changements profonds. Des figures de mitose ont été observées dans toutes ces régions de la cécidie et se sont révélées normales, avec tous les stades mitotiques représentés; dans l'épiderme elles sont orientées le plus souvent perpendiculairement à la surface de la galle, dans le cortex et la médulle leur position est quelconque.

Dans la loge gallaire, là comme ailleurs, et plus qu'ailleurs, les figures de mitose sont nombreuses et leur orientation est telle, dans l'ensemble, qu'elles engendrent des cellules superposées formant des files cellulaires convergeant vers le centre de la cavité larvaire. Tous les stades s'observent aisément: prophase, métaphase, anaphase, télophase se succèdent avec leur mécanisme normal et le fuseau y joue son rôle habituel; ces figures de mitose s'observent même en bordure de la cavité gallaire. Il semble que la prophase se déroule dans un noyau plus gros (PL X fig. I4 a et b) mais il n'apparaît pas que les filaments chromatiques soient

plus nombreux et l'on sait que le noyau prophasique se gonfle légèrement. Si l'on regarde d'ailleurs les figures anaphasiques ou télophasiques on remarque que celles-ci ont des dimensions normales, analogues aux figures identiques observées dans d'autres zones; le fuseau est présent et fonctionne normalement; en somme dans ces cellules la mitose se déroule d'une manière banale. A côté s'observent, dans les assises externes de la loge, des noyaux déjà nettement hypertrophiés (PL X fig. 13) à contour régulier ou irrégulier, dont la structure chromatique reste celle d'un noyau semi-réticulé; mais les tractus chromatiques, qui se détachent mieux dans le suc nucléaire, sont plus nombreux et plus colorés. Les chromocentres, granuleux ou étirés, sont peut-être plus épais. On aperçoit toujours les chromocentres accolés au nucléole; ce dernier est nettement plus gros, mais parfois se dédouble; dans ce cas les deux nucléoles sont plus petits. Le nucléole est entouré d'une auréole périnucléolaire et se colore en vert sur une mince zone périphérique tandis que sa partie centrale apparaît gris rosé, ceci après coloration au Feulgen-vert lumière; il montre enfin des cavernes nucléolaires. La richesse en chromatine de ces noyaux ne peut provenir que d'une synthèse intranucléaire directe de cette substance; cette synthèse s'accroît par la suite et, dans les galles plus âgées, les noyaux du tissu nourricier augmentent encore de volume; leurs nucléoles semblables entre eux ou de taille différente, sont très apparents dans la coloration à l'hématoxyline. Ces noyaux deviennent alors très gros. On retrouve ici aussi le caractère habituel des cellules nourricières des cécidies d'Hyménoptères, c'est-à-dire un rapport nucléoplasmique élevé; le noyau est, en effet, volumineux par rapport à la cellule.

A la limite interne du tissu nourricier des aspects nucléaires curieux se présentent parfois. C'est ainsi que le noyau, devenu transparent, vidé peut-être de son suc nucléaire, paraît réduit à une sorte de squelette constitué de lignes courbes chromatiques limitant tout particulièrement les lobes nucléaires (PL X fig. 15 a et b); il s'agit probablement d'un stade de déchromatinisation. Dans quelques cellules abimées placées en bordure de la cavité gallaire, le noyau aplati, informe, est pycnotique: de couleur rouge brillant il a perdu toute trace de structure.

Par la suite dans les galles âgées, comme on l'a décrit plus haut, les cellules s'agrandissent mais alors toute division cellulaire cesse. La cécidie ne s'accroît plus que par hypertrophie cellulaire, mais celle-ci est d'une grande intensité. Les noyaux subissent - surtout dans le cortex et la médulle - aussi cette action hypertrophiante mais moins que les cellules (PL. X fig. 16, 17, 18).

Il faut enfin noter que les poils sécréteurs et tecteurs montrent des noyaux semblables ou légèrement plus volumineux que les noyaux correspondants surtout pour les poils tecteurs. Leur structure est toujours du type semi-réticulé, et l'on n'observe en général qu'un seul nucléole.

En résumé cette cécidie ne montre pas d'anomalies mitotiques; l'hypertrophie cellulaire et nucléaire et l'hyperplasie habituelle se retrouvent ici; quand les mitoses s'arrêtent commence l'effet hypertrophiant sur la cellule et son noyau.

b) le cytoplasme.

Ce sont évidemment les cellules en bordure de la cavité gallaire qui sont les plus riches en cytoplasme; il y est abondant, dense, creusé seulement de petites vacuoles. Les cellules plus éloignées en sont encore bien pourvues mais les vacuoles gagnent d'importance et corrélativement la masse cytoplasmique se réduit. Les cellules du cortex en renferment, mais surtout localisé contre la paroi, comme d'ailleurs les cellules de la médulle. Toutefois ces dernières dans les galles âgées tendent à perdre de la matière vivante qu'elles renferment; on remarque en effet, de nombreuses cellules vides de leur contenu; ceci est évidemment en rapport avec la résorption plus ou moins poussée de cette partie de la galle. On retrouve encore des cellules riches en cytoplasme dans les cordons conducteurs; ce sont les cellules qui se multiplient et créent en quelque sorte le cordon lui-même.

5° LE PARASITE.

On observe dans le parasite deux types de noyaux qui diffèrent entre eux par leur taille. Les plus petits en volume montrent une structure réticulée avec de gros chromocentres et de fins tractus beaucoup moins visibles, ce qui fait supposer d'abord pour le noyau une structure granuleuse. Les autres, quatre à cinq fois plus longs et deux à trois fois plus larges, sont fortement chromatiques; leurs chromocentres sont très nombreux et très serrés, et l'on voit mal aussi les tractus qui les réunissent aux autres chromocentres. Tous ces noyaux ont bien pris le Schiff.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE.

Les hypothèses émises sur la cécidogénèse de la galle de *Rhodites rosae* nous paraissent s'appliquer ici; il faut noter cependant que l'effet hypertrophiant qui exerce en dernier lieu son action est beaucoup plus intense que partout ailleurs.

V.- HYMENOPTEROCECIDIE d'ANDRICUS CURVATOR Hartig sur QUERCUS ROBUR L.

Cette cécidie, bien connue, a été recueillie dans la région parisienne aux environs de Breuillet-St Chéron (S. et O) et dans la région lyonnaise, aux abords d'Ecully (Rhône).

I° RECHERCHES ANTERIEURES.

Cette galle foliaire est déjà décrite par Réaumur qui, l'ouvrant, observe " dans la cavité un corps très petit par rapport à la grandeur de cette cavité " et qui est " une coque dans laquelle un ver est renfermé ". Il admet que le ver a formé lui-même la coque en question. Prillieux (1876) reprend cette description: " A l'état le plus jeune où je l'ai observée là où elle se développe, le tissu de la feuille s'hypertrophie; toutes les cellules se multiplient par un cloisonnement maintes fois répété, et il se produit un tissu générateur de la galle qui commence à se

différencier..... Toutes les cellules arrivent vite, par le cloisonnement réitéré, à se fondre en un tissu identique d'où l'on voit naître, par une différenciation qui s'accroît graduellement, les divers tissus caractérisés de la galle ". L'auteur distingue alors autour de l'oeuf de l'insecte " trois couches distinctes au-dessous d'une assise superficielle qui conserve le caractère d'un épiderme ". Dans la couche externe les cellules gardent " le plus les caractères du tissu de la feuille ", tandis qu'au voisinage de l'oeuf " s'organise une couche de cellules globuleuses qui se caractérisent particulièrement par leur contenu finement granuleux et de nature azotée. C'est la zone où la larve va trouver sa nourriture ". Enfin entre la couche externe et la couche interne " est une couche intermédiaire transparente, dans laquelle les cellules prennent un accroissement plus considérable que celles des zones contigües ". Plus tard aux limites qui séparent ces trois zones apparaissent deux couches sclérifiées dont l'une va envelopper le tissu nourricier; c'est elle qui constituera l'enveloppe dure de la galle interne une fois celle-ci détachée du reste de la galle. La séparation a pour cause une différence de développement entre la partie interne et la partie externe de la cécidie. La partie interne cesse tout développement alors que la région externe continue à s'accroître : " les cellules de la région moyenne subissent par suite une traction très grande de dedans en dehors. Elles s'allongent d'abord dans le sens du rayon de la galle, souvent beaucoup, et atteignent une grande longueur. Mais elles ne peuvent suivre le développement excessif de la zone extérieure, elles se déchirent au voisinage du noyau de la galle, et une lacune se forme entre celui-ci et la couche moyenne déchirée, dont les débris restent adhérents à la zone externe et sont entraînés par elle ". L'auteur a bien observé la structure anatomique de la galle et il semble bien que pour lui toutes les divisions qui ont abouti à sa formation soient normales.

Cette cécidie figure dans l'ouvrage de Darboux et Houard illustré de gravures de Giraud (1907). Kuster (1911) signale lui-aussi la présence d'une galle libre dans le corps de la cécidie. Weidel (1911) décrit la morphologie externe de la cécidie, observe la présence de cette galle interne et remarque la présence de deux gaines sclérifiées : l'une constituant la paroi externe de la galle interne, l'autre la paroi interne de la zone externe. Il s'attache surtout à l'étude du sclérenchyme dont les cellules montrent des membranes épaissies d'un seul côté ou uniformément et partout.

Ross (1932) lui consacre un certain nombre de pages dans son traité. Il retrouve dans cette galle les trois zones déjà signalées par Prillieux, et les décrit, pour une galle jeune, de la manière suivante: une zone externe à petites cellules, une zone moyenne plus claire formée de cellules à parois minces, une zone interne sombre qui entoure la cavité larvaire. Dans une galle plus âgée la zone externe s'épaissit et en particulier les cellules situées vers l'intérieur s'agrandissent; les cellules de la zone moyenne s'étirent tangentielllement, enfin la zone interne est constituée par 6 ou 8 assises de cellules à parois minces, dont les

plus internes, riches en cytoplasme, renferment un gros noyau: c'est le tissu nourricier. Enfin dans les galles plus âgées apparaît la zone sclérifiée qui permet la séparation de la galle interne, par déchirement des cellules de la zone moyenne. L'auteur ne décrit pas de zone lignifiée externe.

Pour Maresquelle (1935) *Andricus curvator* " produit sur les nervures du Chêne, une galle très répandue, comportant épaississement et raccourcissement de la nervure, avec quelques fronces du limbe inaltéré le long de la galle " En 1937 il lui attribue une action inhibitrice sur la nervure voisine; l'insecte " en freine l'allongement et détermine ainsi la courbure qui lui a valu son nom spécifique ".

En résumé les observations cytologiques, depuis les premiers travaux de Prillieux, n'ont guère fait de progrès.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique .

De la forme et de la grosseur d'un pois, cette cécidie siège en plein limbe ou sur le bord de la feuille dont elle entraîne la courbure plus ou moins prononcée; de couleur et de surface lisse, elle fait saillie des deux côtés de la feuille, principalement du côté inférieur; enfin elle apparaît isolée ou par groupes de deux à trois cécidies plus ou moins coalescentes. C'est une galle fermée .

b) en coupe .

Une coupe radiale (PL XI fig I) montre au centre de la cécidie la cavité gallaire autour de laquelle se situe le tissu nourricier, entouré lui-même d'une gaine lignifiée; au-delà se place la paroi gallaire qui se montre constituée, comme on le verra, de plusieurs régions. Un épiderme qui se rattache aux épidermes du limbe - celui-ci fixé au tiers de la hauteur de la galle - revêt entièrement celle-ci. Quand les cécidies sont voisines les cavités gallaires peuvent être très rapprochées, et il y a interférence entre les manifestations pathologiques observées.

La galle âgée est creusée d'une cavité très vaste qui passe au-dessus du plan supérieur de la feuille. Elle renferme alors un corps réniforme libre ou rattaché par places au reste de la galle. Ce corps constitue la galle interne et contient la larve qui poursuit son développement .

3° ETUDE ANATOMIQUE .

a) la feuille normale .

Le limbe de la feuille normale (PL XI fig. 2) mince présente la structure hétérogène classique entre un épiderme supérieur, aux cellules étirées dans le sens du limbe, et un épiderme inférieur aux cellules plutôt quadrangulaires. A la limite du paren-

palissadique - qui ne possède qu'une seule assise de cellules - et du parenchyme lacuneux, s'intercale souvent une assise de cellules rondes, disposées parallèlement au limbe . La surface de la feuille est, bien entendu, cutinisée.

b) étude de la cécidie .

La structure anatomique variant en fonction de l'âge on décrira la cécidie à divers moments de sa vie .

1° - Dans une galle adulte on reconnaît, au centre de celle-ci, au contact même du parasite, un tissu particulier, riche en matière vivante qui est le tissu nourricier . Les cellules qui le constituent montrent des membranes fines, ont parfois un contour sinueux et peuvent être séparées par des méats. Ces cellules sont souvent groupées en files convergentes vers le parasite, mais il arrive que cette structure s'efface et que leur disposition générale apparaisse anarchique; comme dans les autres tissus nourriciers observés déjà, les cellules, de petite taille dans la région la plus éloignée du parasite, augmentent de volume en se rapprochant de celui-ci; à son voisinage elles sont particulièrement hypertrophiées; enfin en bordure même de la cavité les cellules déchirées, ouvertes, montrent des membranes pendantes dans la chambre larvaire .

Ce tissu nourricier est extérieurement limité par quelques assises, trois ou quatre, de cellules courtes, fortement lignifiées sauf au niveau de ponctuations encore nombreuses, assez grandes et de forme sensiblement géométriques; ces éléments paraissent jouer à la fois un rôle protecteur et conducteur . Vues dans l'espace ces assises enveloppent totalement le tissu nourricier d'une gaine et permettent plus tard son isolement. L'ensemble constitue la loge gallaire .

Cette gaine lignifiée (PL XI fig . 5) est au contact; vers l'extérieur toujours, de quatre ou cinq rangées de cellules à membranes fines, de mêmes dimensions que les cellules lignifiées, pauvres en cytoplasme et qui forment le début de la paroi proprement dite de la cécidie ou cortex . Celui-ci, formé suivant la région considérée d'un nombre d'assises cellulaires très variable comprend ensuite des assises de cellules de petite taille, encore assez nombreuses, dont les plus internes sont appelées à se lignifier; viennent après des cellules plus grandes et souvent étirées tangentiellement à la paroi de la cécidie, aux membranes fines et qui peuvent s'agencer en files plus ou moins régulières; le cortex est enfin recouvert par l'épiderme général aux cellules semblablement étirées. Les éléments conducteurs traversent la cécidie au niveau du cortex; les faisceaux qui se ramifient et peuvent parfois former des plages denses, présentent des vaisseaux du type rayé; ils peuvent traverser les différents tissus et pénétrer jusqu'au tissu nourricier .

2° - la cécidie plus âgée (PL XI fig 3) est de taille plus grande, mais cet accroissement semble dû plutôt à l'augmentation de volume des cellules qu'à leur multiplication; on ne voit, en effet, que peu ou pas de figures de division; par contre la comparaison de cellules

homologues est suffisamment suggestive; en particulier la galle montre un allongement radial des cellules, allongement très visible dans celles placées au contact et à l'extérieur de la gaine lignifiée entourant le tissu nourricier; en outre les cellules externes à cette zone et, comme il a été dit plus haut, plus petites, se lignifient d'une manière régulière, uniforme, et constituent une seconde enveloppe scléreuse, concentrique à la première gaine lignifiée.

3° - dans la galle vieille, le tissu nourricier que digère peu à peu le parasite va, avec la gaine lignifiée qui l'entoure, se séparer des autres tissus de la galle; en effet les cellules qui appartiennent à la zone parenchymateuse intercalée entre les deux zones lignifiées, se déchirent progressivement et ainsi s'isole une sorte de cécidie interne correspondant à la loge. Le cortex avec la seconde enveloppe lignifiée externe, et les cellules intercalaires restantes, est nettement séparée de celle-ci. Il est possible que chaque enveloppe sclérifiée protège, d'une dessiccation trop rapide la paroi gallaire et le tissu nourricier après leur séparation.

La cause de la rupture entre les deux zones lignifiées reste obscure. Ces cellules intercalaires ont des membranes fines ce qui facilite évidemment leur déchirure : de plus elles sont attachées d'un côté à une partie de la cécidie qui ne s'accroît plus - c'est la galle interne - tandis que l'autre côté montre un accroissement de dedans en dehors ; pour Prillieux elles subissent de ce fait une traction très grande qui entraîne leur déchirure et permet ainsi le dégagement de la galle interne. Il est probable qu'au moment où intervient la rupture, ces cellules, situées entre deux zones lignifiées, soient mortes ou sur le point de l'être, ce qui faciliterait encore leur séparation.

Il est à noter que la galle s'amorce rapidement sur le limbe qui à peu de distance de celle-ci est aussi mince qu'en un endroit plus éloigné. On passe de la structure normale à celle de la cécidie par l'intermédiaire d'un parenchyme homogène à cellules aux contours arrondis.

5° - En résumé les phénomènes classiques d'hyperplasie et d'hypertrophie se retrouvent aussi à la base de la formation de cette cécidie. Les premiers sont intenses au début puis vient une période d'organisation centrée sur le parasite en cours de développement (formation du tissu nourricier, des assises lignifiées dont les cellules ne subissent pas l'hypertrophie ou l'allongement) et enfin une période d'hypertrophie. Au voisinage du parasite s'organise encore une fois une loge nettement définie, nettement circonscrite, qui ici évolue finalement en galle interne.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau normal.

Le noyau normal (PL XI fig 7) globuleux ou d'une forme voisine, est du type semi-réticulé. Les filaments chroma-

tiques, lâchement enchevêtrés et faiblement colorés, portent de nombreux chromocentres plus apparents; le suc nucléaire est d'un rose intense; enfin le nucléole apparaît entouré d'une faible auréole périnucléolaire.

b) de la cécidie.

L'étude de la cécidie adulte, au point de vue cytologique, sera faite en partant du cortex et en allant jusqu'au tissu nourricier.

1° Les cellules de la région externe du cortex sont pauvres en cytoplasme et leur noyau ne présente guère de différences avec le noyau normal, tant au point de vue de sa structure que des dimensions. Lenticulaire dans les cellules allongées, arrondi dans les cellules isodiamétriques, il montre un nucléole entouré d'une auréole périnucléolaire et des chromocentres placés aux angles d'un réseau large mais assez bien marqué. Les vaisseaux néo-formés qui traversent cette région possèdent très souvent un noyau du même type.

2° Les cellules de l'enveloppe lignifiée externe renferment des noyaux de taille normale et de structure analogue aux noyaux du limbe. Ces cellules sont peu riches en cytoplasme, celui-ci formant une bande pariétale limitant une grande vacuole centrale.

3° Les cellules de la zone intermédiaire renferment une mince pellicule cytoplasmique et le noyau, souvent de forme lenticulaire, est rejeté dans un angle de la cellule. Ce noyau montre l'aspect habituel du noyau de l'espèce, mais il est parfois légèrement hypertrophié par rapport aux noyaux du limbe normal (PL XI fig. 9 a et b).

4° Les cellules de la gaine lignifiée qui enveloppe complètement le tissu nourricier renferment un noyau de contour irrégulier et de forme générale allongée, les éléments lignifiés étant eux-mêmes allongés dans le sens tangentiel. La structure du noyau rappelle celle du noyau normal, mais il est, comme les noyaux de la zone intermédiaire, faiblement hypertrophié (PL XI fig. 5 et 8 a et b).

Dans les tissus jusqu'ici observés on ne remarque donc aucune modification sensible, notamment au point de vue de la structure; quant aux dimensions elles sont pratiquement inchangées.

5° Le tissu nourricier, par contre, montre des modifications très marquées intéressant les dimensions des cellules et des noyaux, la structure de ces derniers aussi.

Ce qui frappe de prime abord l'observateur c'est la richesse du contenu cellulaire. Les cellules sont remplies d'un cytoplasme dense, vert grisâtre (après coloration au vert lumière), creusé de petites vacuoles en nombre élevé, qui les oppose très nettement aux cellules claires, quasi-vides en apparence des tissus voisins. Toutes les cellules sont, par rapport aux cellules du limbe, de grande taille, même les plus éloignées du parasite, mais leurs

dimensions, comme on l'a dit, vont en augmentant de l'extérieur vers la cavité parasitaire; les cellules qui bordent la cavité sont très hypertrophiées (PL XI fig. 4)

On décrira successivement les cellules de la périphérie vers le centre.

A la périphérie sous l'enveloppe lignifiée quelques cellules sont elles-mêmes légèrement lignifiées tandis que d'autres gardent leurs parois pecto-cellulosiques normales. Le cytoplasme est dense, granuleux, avec de petites vacuoles. Les noyaux sont déjà de grande taille et, comparés à ceux du limbe, peuvent atteindre environ deux fois leurs dimensions (PL XI fig.5 et 10 a), l'hypertrophie nucléaire est donc déjà bien marquée; leur contour moins régulier, présente des dépressions; toutefois leur structure reste du type semi-réticulé. C'est comme d'habitude un reticulum lâche mais avec des travées plus marquées comme s'il s'agissait d'un tout début de prophase; ces travées irrégulières sont reliées entre elles par d'autres plus légères cependant que les chromocentres deviennent très apparents. Le suc nucléaire est plus pâle et parfois même incolore alors que le noyau normal montre une caryolymphe nettement colorée en rose. Le nucléole, qui prend bien le vert lumière, s'entoure comme le nucléole normal d'une auréole périnucléolaire; plus volumineux il est, comme d'habitude, accompagné de deux chromocentres, diamétralement opposés le plus souvent. Ces chromocentres nucléolaires sont aussi plus volumineux.

Plus près de la cavité gallaire les noyaux (PL XI fig 10 b c d) montrent les caractères précédents plus marqués encore: l'hypertrophie nucléaire est plus accentuée, le nucléole plus volumineux, ainsi que les chromocentres nucléolaires; quant au réseau chromatinien les travées devenues plus apparentes se séparent nettement du réseau général: elles forment des bandes plus ou moins larges, de contour un peu flou, à bordure déchiquetée, et constituées par un fin réseau chromatique présentant par places de petits épaississements. Le noyau est clair car la caryolymphe est incolore. Les cellules sont toujours riches en cytoplasme.

Les cellules plus rapprochées du parasite et qui succèdent à ces dernières sont encore plus grandes et remplies d'un cytoplasme dense mais creusé, à côté de nombreuses petites vacuoles, d'une ou deux vacuoles assez grandes (PL XI fig. II); les noyaux se placent contre ces dernières dont ils épousent en partie le contour. Ils montrent une hypertrophie plus marquée encore (PL XI fig. 10 e f g) qui va atteindre pratiquement dans cette région son maximum. (PL XI Fig. 10 h) Ces noyaux volumineux, 5 à 7 fois les dimensions des noyaux normaux, ont une membrane souvent difficile à mettre en évidence, un nucléole extrêmement gros avec des chromocentres eux-aussi très gros et un suc nucléaire incolore. La chromatine est maintenant répartie sous forme de bandes larges, régulières, le plus souvent nettement isolées, quelquefois reliées aux bandes voisines par des filaments garnis de petits points rougeâtres. Ces bandes rectangulaires d'un fin reticulum, aux bords effrangés, apparaissent formées soit par trois ou quatre " lignes " de granulations reliées entre

elles dans le sens longitudinal et transversal, soit encore par deux lignes épaisses de chromatine reliées par des anastomoses irrégulières, obliques ou sinueuses. On a l'impression que le noyau est occupé par des chromosomes télophasiques en voie d'alvéolisation, mais plus grands et plus longs que les chromosomes habituels. On en compte d'ailleurs un nombre voisin du nombre n ou $2n$ ($=24$) de l'espèce; il est probable qu'il y a identité entre le nombre trouvé et le nombre normal diploïde ou haploïde.

C'est le stade maximum de différenciation. Les cellules voisines situées encore plus près du parasite montrent le même type de noyau; en revanche elles renferment de vastes vacuoles, extrêmement claires, remplissant parfois la moitié de la cellule. Enfin, parmi les cellules en bordure de la cavité parasitaire, certaines montrent des faces bombées vers le parasite et renferment un noyau rouge violacé de couleur et de structure analogue aux noyaux précédents, tandis que d'autres sont en partie détruites et renferment alors un noyau à tendance pycnotique. Ces cellules vont se détacher les unes des autres, et ceci explique le contour très irrégulier de la cavité gallaire.

La description faite ci-dessus montre que les noyaux augmentent régulièrement de volume de la périphérie vers le centre du tissu nourricier; toutefois on peut voir de gros noyaux près de la gaine lignifiée enveloppant le tissu nourricier et par ailleurs la structure atypique observée est elle-même plus ou moins accentuée dans la zone à gros noyaux. Cependant dans l'ensemble on peut dire que de la gaine lignifiée au centre de la loge les noyaux du tissu nourricier s'hypertrophient progressivement: l'hypertrophie nucléaire est donc parallèle à l'hypertrophie cellulaire. Mais ici, en même temps, se modifie leur structure chromatique puisqu'apparaît finalement un type vraiment particulier de noyau caractérisé par la présence de bandes réticulées, larges, en nombre haploïde ou diploïde, et qui rappellent par leur structure des chromosomes télophasiques en voie d'alvéolisation: c'est la première fois que ce type de noyau, que l'on peut qualifier de "pseudo-télophasique", est signalé dans une cécidie. Les noyaux voisins du parasite atteignent donc un degré élevé d'hypertrophie, tandis que ceux de la région externe subissent à un degré moindre, l'action mitoclasique du parasite; de là on passe, dans des noyaux plus éloignés du parasite, à des structures voisines du noyau normal.

Comment expliquer ces aspects nucléaires? Les figures de mitose observées ont été peu nombreuses et localisées à la région externe ou moyenne du tissu nourricier; dans la zone périphérique de ce dernier ce sont des figures d'allure télophasique, les deux noyaux-frères reconstitués étant facilement reconnaissables; dans la région moyenne ce sont des figures prophasiques: l'une d'elle paraît renfermer un nombre $2n$ de chromosomes, l'autre un nombre double c'est-à-dire $4n$ chromosomes. Dans des régions plus profondes aucune figure de mitose n'a pu être décelée.

La formation des bandes si particulières qui caractérisent ce noyau pourrait s'expliquer de la façon suivante: à la fin de la phase hyperplasiant qui crée le tissu nourricier les

noyaux de celui-ci entrent en une sorte de prophase qui rappelle les premiers stades de la prophase hétérotypique leptotène et zygotène mais simplifiée; les filaments prophasiques se dégagent du réseau mais les chromosomes homologues - nous l'avons remarqué dans les figures de prophase vues dans le tissu nourricier (PL XI fig. 14) - restent placés plus ou moins parallèlement entre eux; le clivage donne 4 chromatides disposées côte à côte. Ces 4 chromatides s'anastomosent, tout en se relâchant complètement, et constituent au maximum de leur despiralisation une large bande réticulée d'allure téléphasique. Ces bandes à 4 lignes de granulations correspondent donc à 2 chromosomes clivés soit à 4 chromatides, aussi atteignent-elles la largeur qu'elles montrent sur nos figures. Mais il se peut que des fusions aient lieu entre chromatides soeurs de la même bande, d'où l'apparence que présentent certaines de ces dernières formées seulement par deux lignes épaisses et zigzagantes. Ainsi se créeraient ces bandes réticulées qui, du fait de leur mode de formation, seraient en nombre haploïde.

Il est possible que certains de ces noyaux anormaux puissent repasser par le stade prophasique. C'est ce que paraît montrer la figure prophasique à $4n$ chromosomes rencontrée à mi-chemin du tissu nourricier (PL XI fig. 13 a et b). A leur tour ces noyaux prophasiques redonnent l'aspect habituel pseudo-téléphasique déjà décrit, mais cette fois avec un nombre de bandes égal à $2n$, après la soudure des chromonèmes. On a indiqué plus haut qu'il y avait en effet dans le tissu nourricier des noyaux pourvus d'un nombre $2n$ de bandes pseudo-téléphasiques.

En définitive dans ces noyaux une téléphase particulière ferait directement suite à la prophase: ce seraient des noyaux "pseudo-téléphasiques". Il faut remarquer que dans ces noyaux l'augmentation de la quantité de chromatine se fait par l'intermédiaire d'éléments figurés qui apparaissent dans le noyau au cours d'une mitose perturbée. Il y a toujours synthèse intranucléaire de chromatine mais nous dirons, comme nous l'avons déjà dit pour quelques autres rares cas, qu'elle est indirecte.

c) le chondriome .

1° Le limbe de la feuille normale montre pour l'ensemble de ces cellules des chondriosomes en forme de grains; ceux-ci sont relativement gros, massifs, mais pas très nombreux. Le parenchyme palissadique et le parenchyme lacuneux possédant en plus des chloroplastes volumineux .

2° Les tissus gallaires: dans le tissu nourricier, formé de grandes cellules hypertrophiées, le chondriome très dense est composé de mitochondries analogues à celles de la feuille normale (PL XI fig. 12). La différence essentielle réside dans leur nombre, ici très élevé. On ne peut que signaler l'absence de plastes visibles.

La gaine lignifiée entourant le tissu nourricier possède également dans ses cellules des chondriosomes granuleux, assez nombreux d'ailleurs . Dans la zone intermédiaire qui suit, le

chondriome y est également granuleux, mais moins abondant. L'enveloppe lignifiée, placée à l'extérieur de cette zone intermédiaire, possède surtout des mitochondries mais aussi quelques batonnets très rares; il en est de même des cellules du cortex; quant à l'épiderme il ne renferme que des mitochondries. Le cortex renferme des plastes analogues à ceux du mésophylle de la feuille normale.

En résumé le chondriome à mitochondries prévaut dans toutes les cellules; il est le plus souvent, et surtout dans les tissus pathologiques, seul.

5° LE PARASITE

Le parasite lui-même est intéressant pour les noyaux qu'il renferme et qui, ayant pris nettement le Feulgen, tranchent par leur vive couleur sur le reste de l'animal. Ces noyaux sont de tailles diverses: il en est de très gros et de très petits. Les plus gros sont généralement placés au centre de l'abdomen et correspondent probablement à l'appareil digestif; tout autour se placent des noyaux moins gros et enfin à la périphérie de l'animal les noyaux les plus petits que nous qualifierons de normaux. On ne donnera ici qu'une brève description de ces noyaux.

Les noyaux de petite taille (PL XI fig. 15c) sont très colorés en violet; à première vue ils semblent se rattacher au type euréticulé mais sont formés plutôt par la juxtaposition de filaments contournés, méandriiformes; leur enchylème rouge foncé accentue la couleur violette du noyau et ils renferment un ou deux nucléoles. Ces noyaux seraient du type chromonématique. A côté de ces noyaux, toujours dans les noyaux de faibles dimensions, s'en présentent d'autres qui sont du type euchromocentrique ou semi-réticulé: la chromatine est répartie sous forme de grains bien colorés, nombreux, reliés parfois par des tractus légers. L'enchylème est incolore. Ces chromocentres s'épaississent à la prophase. Dans les gros noyaux on citera d'abord des noyaux du type euréticulé analogues à ceux décrits plus haut mais de contour irrégulier et de dimensions 4 à 5 fois plus grandes. Un autre type est un gros noyau très irrégulier, d'allure granuleuse, dans lequel il semble que les chromocentres se soient multipliés à l'extrême, et qui renferme plusieurs nucléoles; ces noyaux, qui montrent souvent une forme en étoile, sont certainement polyploïdes (PL XI fig. 15a). Il reste à signaler quelques figures de mitose (PL XI 15b), certaines d'apparence régulière mais d'autres dont l'allure particulière: chromosomes éparpillés dans la cellule, peut-être le long d'une masse pseudo-fusoriale, n'est pas loin de rappeler les pseudo-métaphases colchiciniennes.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE

Cette cécidie est une cécidie fermée comme toutes les cécidies d'Hyménoptères et montre une loge bien différenciée, nettement circonscrite, nettement définie avec un tissu nourricier

et une coque lignifiée. Mais de plus se différencie une enveloppe lignifiée externe qui permettra à la loge par déchirement de cellules intercalaires, de s'isoler du reste de la paroi. Par ailleurs le tissu nourricier montre ici, pour la première fois, un type vraiment particulier de noyau quiescent hypertrophié, avec une structure d'allure télophasique.

Il est intéressant de noter ici que les modifications apportées sont très profondes, très marquées; non seulement la structure anatomique montre un haut degré de complexité mais la structure nucléaire est modifiée; le noyau du tissu nourricier est d'un type nouveau, extrêmement curieux et intéressant.

Il est certain que l'apparition de ce type de noyau est sous la dépendance du parasite en cours de développement, de même que l'activité métabolique intense des cellules nourricières, leur hypertrophie et la différenciation des tissus lignifiés.

En définitive, il semble que l'on puisse faire intervenir ici encore une substance agissante émise par la larve et dont le gradient de concentrations expliquerait les effets constatés; à la structure nucléaire atypique près on retrouve le même type de construction que dans la cécidie de *Rhodites rosae* et des autres Cynipides. Les hypothèses émises à leur sujet sont applicables ici.

Vu l'importance des troubles constatés il serait peut-être intéressant d'extraire cette substance afin de pouvoir expérimenter, mais cela ne paraît pas chose facile.

VII. - HYMENOPTEROCECIDIE de NEUROTERUS BACCARUM L. sur QUERCUS ROBUR L.

Cette autre hyménoptérocécidie a été recueillie sur divers chênes dans la région de Clermont-Ferrand et dans les environs de Lyon.

I° RECHERCHES ANTERIEURES.

Prillieux (1876) rappelle d'abord la description qu'en donne Réaumur, et précise qu'au début du développement on voit " les cellules des parties de la feuille voisines du point piqué par l'insecte s'hypertrophier et se cloisonner de façon à produire un tissu semblable au tissu primordial en voie de multiplication rapide ". Cellules épidermiques et cellules palissadiques se multiplient et donnent naissance " à un tissu jeune, homogène, formé de cellules délicates, remplies de plasma, contenant des noyaux et présentant les caractères ordinaires d'un jeune tissu en voie de multiplication très active ". "Les cellules de la couche moyenne sont de même le siège d'une hypertrophie et d'une prolifération considérable. C'est dans cette couche qu'est déposé l'oeuf, c'est là que se forme la logette où la larve se développe. La multiplica-

tion des cellules y atteint son maximum. Toutes les cellules de formation nouvelle sont munies de gros noyaux; elles grandissent et se multiplient avec une extrême densité; elles atteignent une taille considérable, tout en offrant les caractères des cellules très jeunes du tissu primordial ". Puis se produisent des différenciations: " au voisinage de l'endroit où a été placé l'oeuf.... les cellules se gonflent et deviennent plus globuleuses et moins cohérentes; en même temps elles se distinguent, surtout par leur contenu, du reste du tissu de la galle, qui est transparent. Elles se remplissent d'une matière finement granuleuse et deviennent opaques. Au milieu de ce plasma granuleux se voient de très gros noyaux munis de nucléoles; ils sont plus gros dans cette couche que dans toutes les autres. Cette assise azotée.... montre une épaisseur de trois ou quatre cellules, mais elle n'est pas nettement limitée vers l'extérieur, et des cellules situées au-delà prennent peu à peu les mêmes caractères ". La description faite par Prillieux est des plus intéressante; on y retrouve d'une part la notion d'un tissu primordial correspondant au " gallplastem" de Beyerinck et d'autre part il semble bien que pour l'auteur les divisions qui concourent à la formation de ces différents tissus soient toutes normales.

Beyerinck (1883) décrit aussi cette galle; il en étudie l'insecte, indique la formation d'un " gallplastem" et renvoie au travail de Prillieux pour tout ce qui concerne les divisions cellulaires.

Darboux et Houard la signalent dans leur catalogue (1907).

Küster signale à son sujet que l'emplacement occupé par la galle peut varier sans que cependant il y ait modification de la forme et de la grosseur; la cavité larvaire reproduit la forme extérieure de la galle; il note que la paroi ne renferme pas de tissus mécaniques; enfin l'auteur fait remarquer l'analogie de forme qui existe entre cette galle et une baie.

Weidel (1911) signale aussi l'absence de sclérenchyme : pour lui cette galle, parmi d'autres (*Neuroterus vesicator*, *N. albipes* par ex.), formée au printemps, se développe rapidement: l'absence de tissu mécanique différencié serait due à cette croissance rapide .

Kostoff et Kendall choisissent ce type de galle pour étudier la viscosité cytoplasmique . Ces cécidies sont centrifugées, puis fixées Les auteurs observent alors que les cellules périphériques possèdent une viscosité cytoplasmique considérablement plus basse que celles de la zone nutritive. La viscosité cytoplasmique augmente graduellement de la périphérie vers la cavité centrale . Cette augmentation peut-être considérée comme un autre facteur de formation de la galle car une légère augmentation de la viscosité favorise la division; elle est aussi probablement la cause des irrégularités observées (cellules multinuclées, formes curieuses des noyaux, polyploïdie).

Enfin Ross (1932) la décrit comme se trouvant le

plus souvent à la face inférieure ou au bord des feuilles ou encore sur les châtons mâles du chêne. Le tissu nourricier est formé des trois ou quatre assises internes, renfermant un cytoplasme abondant, épais; dans les galles âgées le tissu nourricier disparaît. Le reste de la galle est constitué par un parenchyme à cellules claires.

En résumé il y a peu d'observations cytologiques.

2° DESCRIPTION DE LA CECIDIE

a) aspect morphologique .

Les cécidies étudiées siègent comme les précédentes sur la feuille, présentent la même forme sphérique et atteignent, comme elles, la grosseur d'un petit pois. Toutefois elles diffèrent extérieurement de la cécidie d'*Andricus curvator* par leur plus grand développement à la face inférieure du limbe alors qu'elles ne sont visibles, du côté opposé, que par un point ou un léger bombement : de couleur verte et de surface lisse tout d'abord, elles se dessèchent par la suite et se rident plus ou moins.

b) en coupe

La coupe de la cécidie adulte montre le corps de la cécidie appendu en presque totalité à la face inférieure du limbe et traversé seulement par ce dernier dans sa partie tout à fait supérieure. Au centre l'on reconnaît la cavité parasitaire, de forme irrégulière, occupée par le parasite et entourée par le tissu nourricier. Celui-ci, sans limite nette, se continue directement par la paroi de la cécidie ou cortex, lui-même recouvert par un épiderme provenant en grande partie de l'épiderme inférieur de la feuille; l'épiderme supérieur se poursuit seulement sur le bombement visible à la face supérieure de la feuille. On n'observe nulle part, dans cette galle fermée, de zones lignifiées.

3° ETUDE ANATOMIQUE .

a) la feuille normale.

Celle-ci a été décrite dans la cécidie précédente.

b) la cécidie .

Ce qui caractérise, au point de vue anatomique, cette cécidie, c'est l'absence de gaine lignifiée tout autour du tissu nourricier. Celui-ci présente les caractères habituels, c'est-à-dire qu'il est formé par des cellules à membranes fines, séparées parfois par des méats et agencées, plus ou moins bien, en files convergentes vers le parasite. Leur taille augmente souvent de l'extérieur vers la cavité gallaire, mais d'une manière moins nette que dans la cécidie précédente; par ex. les cellules sont plus hypertrophiées dans certaines régions du tissu nourricier que dans des régions voisines. Du côté externe ce tissu nourricier se continue directement, sans interposition d'une gaine lignifiée quelconque, par le parenchyme de la paroi gallaire. La loge est donc réduite ici au tissu nourricier. La paroi gallaire ou cortex, comprend plusieurs assises,

en nombre variable mais assez important - une vingtaine environ parfois -, de cellules à membrane pecto-cellulosique, séparées aux angles par des méats, et dont les dimensions dépassent celles des cellules nourricières. Cependant tout au contact de l'épiderme cutinisé se situent parfois deux ou trois assises de cellules plus petites; sous l'épiderme supérieur de la cécidie qui continue l'épiderme supérieur du limbe, ces dernières assises, qui font suite au parenchyme palissadique normal, sont parfois plus nombreuses. C'est dans le cortex, environ à mi-hauteur, que passent les éléments conducteurs, remarquablement peu nombreux. La réduction des éléments conducteurs est en relation probable avec l'absence de gaine lignifiée; les échanges inter-cellulaires plus faciles sont devenus plus importants.

Dans la cécidie âgée la structure n'a pas changée, en particulier il ne s'est pas formé de gaine lignifiée isolant le tissu nourricier; par contre celui-ci diminue fortement tandis que ses cellules et les cellules du cortex s'hypertrophient considérablement, s'étirant dans le sens radial. On observe alors un certain gigantisme de la cellule nourricière et de la cellule du cortex. Les cellules épidermiques et les cellules sous-jacentes conservent par rapport aux autres les mêmes proportions. La cécidie s'est ainsi très agrandie du seul fait de l'hypertrophie cellulaire car il ne paraît pas qu'il y ait eu en même temps hyperplasie cellulaire.

En résumé la cécidie forme comme toujours un tissu primordial au sein duquel la loge s'organise autour de la larve.

4° ETUDE CYTOLOGIQUE.

a) le noyau normal.

Le noyau normal est semblable à celui décrit dans la cécidie précédente.

b) les noyaux dans le tissu nourricier.

L'hypertrophie nucléaire accompagne dans le tissu nourricier l'hypertrophie cellulaire. Les noyaux augmentent de taille, en général d'une manière progressive, en se rapprochant de la cavité gallaire, mais il peut exister cependant un certain désordre; par ex. des cellules fortement hypertrophiées quoique non voisines du parasite, renferment aussi de gros noyaux. Fait très important le tissu nourricier présente dans l'ensemble le même aspect que dans la cécidie précédente. Quand on regarde la succession des noyaux sur un même rayon du tissu nourricier, on peut observer toutes les transitions entre le noyau d'allure normale et le noyau si particulier du voisinage du parasite. Les noyaux de la périphérie déjà hypertrophiés par rapport aux noyaux normaux montrent encore une structure classique, puis des filaments se dégagent de la charpente chromatique et deviennent de plus en plus

apparents, sans cependant se libérer totalement; ces éléments, dans un noyau plus rapproché du centre, apparaissent un peu plus larges, formant des travées sinueuses, irrégulières, à bords effrangés et ayant déjà un aspect scalariforme; ensuite ces bandes, dans un noyau situé plus près du parasite, s'élargissent et gardent leur contour déchiqueté, tout en montrant une forme générale définie; très longues, à bords frangés et à structure réticulée les unes sont droites, les autres se terminent en crochet, soit à un bout soit aux deux bouts, ou encore présentant des formes en V ou en U. Ces bandes paraissent s'appliquer contre la paroi nucléaire ou traverser le noyau; on se croirait en présence de chromosomes plus larges que d'habitude, complètement déroulés, et d'apparence réticulée comme le sont les chromosomes à la fin de la télophase. D'ailleurs on peut apercevoir dans ces bandes réticulées une petite région d'un rouge violet intense, non structurée, et qui paraît correspondre à la zone hétéropycnotique du chromosome normal. Enfin, au contact du parasite, le noyau très gros ne paraît pas, en général, posséder un nombre de bandes plus élevé mais celles-ci, larges, sont nettement apparentes, car elles peuvent plus facilement s'étaler.

Le dénombrement de ces bandes si particulières à tant d'égard a donné des chiffres égaux ou voisins de 12, 24, 48, soit le nombre haploïde, diploïde ou tétraploïde de l'espèce. Les noyaux à 48 bandes sont évidemment les plus rares, les plus nombreux étant ceux à 12 et 24 bandes chromatiques. La numération de ces formations est difficile du fait de leur longueur qui entraîne leur repliement dans le noyau en deux ou trois parties par ex.; les deux coupes successives qui, en général, se partagent la totalité du noyau, peuvent par suite contenir deux ou trois fragments du même élément.

L'apparition de ces bandes paraît pouvoir s'expliquer de la même manière que dans la cécidie précédente, la télophase, d'un type particulier, faisant suite immédiatement à une prophase également d'allure particulière. Pour des raisons semblables à celles exposées dans la cécidie précédente les noyaux montreraient un nombre haploïde de bandes chromatiques ou plus fréquemment un nombre diploïde; les noyaux à $2n$ bandes chromatiques donneraient naissance à leur tour aux noyaux à $4n$ bandes chromatiques. En même temps le volume nucléaire augmenterait par synthèse de suc nucléaire.

Dans la galle âgée les noyaux du tissu nourricier augmentent eux-aussi, comme les cellules, considérablement de volume, mais peuvent présenter en même temps une structure différente des noyaux de la cécidie jeune: il semble que dans certains d'entre eux se soit reconstituée une structure réticulée plus ou moins continue; le noyau présente alors des plages importantes formées d'un réticulum dense, plages réunies entre elles par des tractus plus ou moins nombreux; ce serait donc par réunion des bandes chromatiques très larges indiquées ci-dessus que se reconstituerait cet aspect réticulé. Le noyau reviendrait ou presque au type normal. On pourrait alors admettre que la télophase est de longue durée et ne peut se terminer qu'avec la fin de l'action cécidogène. Le degré de reconstitution du réticulum est d'ailleurs variable avec les noyaux. Ces

noyaux peuvent alors présenter un contour très irrégulier, avec des lobes, des incisures plus ou moins profondes qui font penser à des possibilités de fragmentation. Les lobes eux-mêmes sont de forme quelconque et rappellent parfois le contour des bandes chromatiques. Enfin un dernier aspect est fourni par les noyaux pycnotiques du type réticulé ou du type pseudo-télophasique; la pycnose est, pour un noyau donné, plus ou moins totale.

Le nucléole, entouré d'une vaste auréole périnucléolaire, atteint, dans ces noyaux, un très haut degré d'hypertrophie. Il occupe, parfois le quart ou la moitié de la surface du noyau sectionné suivant sa plus grande dimension; de forme régulière, c'est-à-dire globuleux, ou de forme irrégulière, il est de constitution hétérogène. On remarque plusieurs aspects. Après coloration au Feulgen-vert lumière il peut se montrer ceinturé d'un mince liseré vert tandis la partie restante (la plus importante) est teintée en un rouge plus pâle que le rouge violacé de la chromatine; cette zone rougeâtre, parfois très irrégulière, même si le nucléole est de forme globuleuse, peut présenter un certain nombre de cavernes nucléolaires. D'autres nucléoles montrent toujours ce liseré vert périphérique mais la masse centrale rougeâtre englobe une masse sphérique verte analogue à une sorte de "nucléole dans le nucléole" ou si l'on veut un "nucléole interne". Cette masse verte peut, elle aussi, porter des cavernes nucléolaires; parfois coexistent deux "nucléoles internes". Les noyaux peuvent renfermer à côté de ce nucléole un autre nucléole, parfois tout aussi gros que lui et même ment structuré.

Dans des coupes de très jeunes galles faites à un stade où il est difficile de distinguer avec certitude la cécidie d'*Andricus curvator* et celle de *Neuroterus baccarum*, mais qui paraissent pouvoir être attribuées à la seconde espèce, on observe de nombreuses figures de mitose. Tous les stades sont représentés: prophase, métaphase, anaphase et télophase; les métaphases s'observent en vue longitudinale et en vue polaire permettant le compte du nombre de chromosomes. On en trouve ainsi 24 correspondant au nombre diploïde normal de l'espèce. Le fuseau est présent. Aucune anomalie n'est observée, ni dans la forme des chromosomes ni dans le mécanisme de la mitose. Ces figures de division se situent toujours à une certaine distance du parasite, peu développé à ce stade. En deçà les noyaux sont au repos, en apparence du moins. Leur taille, cependant, augmente déjà progressivement en se rapprochant de la cavité gallaire, mais leur forme reste toujours régulière. Toutefois leur structure semble se modifier légèrement: ils apparaissent plus transparents, plus clairs et le réseau chromatique, plus lâche, est constitué de travées plus nettement définies, sinueuses, longues, irrégulières. Ces noyaux prennent l'allure d'un noyau au début de la prophase.

Ces observations nous permettent de remarquer que dans une galle très jeune toutes les divisions sont normales et qu'aucune anomalie mitotique ne se produit au niveau du tissu nourricier, qui aurait pu expliquer la formation des noyaux hypertrophiés si curieux d'aspect. On constate également que l'hyper-

trophie nucléaire au sein du tissu nourricier commence au voisinage du parasite et gagne vers l'extérieur; ce sont des noyaux qui subiront le plus longtemps l'action du parasite; aussi sont-ils, dans le tissu nourricier les plus gros. Ces aspects corroborent les hypothèses émises pour la cécidie d'*Andricus curvator*, hypothèses qui s'appliquent également ici: il y a eu synthèse intranucléaire indirecte de chromatine.

En résumé ces noyaux très curieux par leur constitution présentent des ressemblances très poussées avec ceux de la galle précédente.

c) le cytoplasme dans le tissu nourricier.

Il est évident que dans les cellules nourricières le cytoplasme est abondant, creusé de nombreuses vacuoles mais petites; il est coloré d'un beau vert. Même dans les grandes cellules hypertrophiées de la galle âgée le cytoplasme garde cet aspect, toutefois il arrive qu'il soit plus dense dans la région avoisinant le noyau qu'au delà; dans cette partie se creusent alors des vacuoles plus grandes et plus importantes.

d) la partie restante de la cécidie.

En dehors du tissu nourricier les noyaux peuvent s'hypertrophier, au moins dans la galle âgée; mais leur structure est tout à fait différente de celle des noyaux du tissu nourricier: le réseau est pâle, mais, en revanche, de nombreux chromocentres sont visibles; de plus le rapport nucléo-plasmique reste malgré tout faible car il y a eu hypertrophie concomittante de la cellule et du noyau.

Dans ces cellules le cytoplasme est peu abondant, localisé à la périphérie de la cellule; la présence de grandes vacuoles rend les cellules transparentes, comme vides, ce qui les oppose aussi très nettement aux cellules du tissu nourricier.

5° LE PARASITE.

Le parasite dont les noyaux ont bien pris le Feulgen montre des noyaux analogues à ceux décrits pour le parasite de la cécidie précédente.

6° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE .

On retrouve ici un parenchyme général au sein duquel s'organisera, centrée sur la larve en voie de développement, la loge gallaire. La structure étant la même que pour la cécidie d'*Andricus curvator*, la substance cécidogène émise par le parasite se comporterait de la même manière.

VIII. DERNIERE CECIDIE D'HYMENOPTERE .

Lors de la recherche des galles jeunes d'*Andricus*

curvator et *Neuroterus baccarum* nous avons été amené à en fixer de nombreux exemplaires. Ces galles étaient alors très petites, de la grosseur d'une tête d'épingle par ex. et situées en des endroits divers de la jeune feuille, soit en plein limbe, soit plus ou moins en bordure de ce dernier. Il n'était pas toujours très facile de discerner à quel type précis appartenait l'échantillon fixé et quel en était, par conséquent, l'insecte vecteur. Par la suite, au cours de nos études, nous nous sommes trouvé en présence d'un type de galle particulier qui n'appartenait ni au type *Andricus curvator* ni au type *Neuroterus baccarum*, et dont voici la description.

1° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

C'est une galle globuleuse nettement plus petite, même quand elle montre des différenciations poussées, que la galle de *Neuroterus baccarum* à laquelle elle ressemble le plus. Comme cette dernière, elle est appendue à la face inférieure de la feuille et ne s'aperçoit pratiquement pas à la face supérieure; elle est également lisse et de couleur verdâtre.

En coupe elle montre une cavité larvaire centrale, placée au sein d'un tissu nourricier, lui-même entouré d'une gaine lignifiée; le cortex relativement étroit est recouvert par un épiderme qui se relie aux deux épidermes de la feuille .

On voit déjà ce qui différencie cette galle de celle de *Neuroterus baccarum*: la présence d'une gaine lignifiée délimitant nettement le tissu nourricier et circonscrivant la loge; mais elle se sépare aussi de la cécidie d'*Andricus curvator* par cette seule et unique gaine lignifiée.

2° ETUDE DE LA CECIDIE .

Les caractères anatomiques de cette galle sont ceux déjà rencontrés pour les deux galles précédentes, en considérant des tissus homologues.

L'épiderme et le cortex sont formés de cellules cellulósiques aux membranes fines, pauvres en cytoplasme et renfermant un noyau du même ordre de grandeur que le noyau normal et de même structure. La couche lignifiée montre des cellules serrées, étirées dans le sens tangentiel et qui, sur trois ou quatre rangées, enveloppent le tissu nourricier; leurs parois sont peu épaisses, et perforées de ponctuations nombreuses et circulaires.

Le tissu nourricier présente les caractères habituels: cellules riches en cytoplasme, à membrane fine, dont les dimensions croissent de la périphérie vers le centre. En bordure de la cavité gallaire elles sont appelées à disparaître et certaines d'entre elles sont déchirées. Le noyau de ces cellules est comme toujours un noyau volumineux, dont la taille augmente de la périphérie vers le centre; mais ici sa structure chromatique est nettement différente du noyau hypertrophié des deux galles précédentes; elle est, à l'hypertrophie près, très proche sinon semblable à celle du noyau initial; cependant la charpente chromatique, du type semi-

réticulé, montre des travées plus nettes, plus apparentes que dans le noyau normal. Le nucléole s'hypertrophie également. Ce noyau peut garder un contour régulier, mais souvent il se lobe, s'incise, profondément parfois, à tel point que, dans une coupe donnée, deux lobes du même noyau apparaissent séparés; il semble alors que la cellule est binucléée.

La structure de la galle âgée présente quelques modifications :

- d'abord une hypertrophie considérable atteint les cellules à un degré parfois extraordinaire de gigantisme; les cellules du tissu nourricier aussi bien que celles du cortex subissent cet effet et les noyaux qu'elles renferment également.

- ensuite le cortex se lignifie plus ou moins complètement et la galle devient dure; la lignification de la cellule s'oppose à son hypertrophie ultérieure: quand elle survient tôt l'hypertrophie des cellules est moindre.

Cette cécidie est donc bien différente des deux précédentes et par sa structure anatomique et par la structure des noyaux du tissu nourricier. Elle n'est cependant pas passée inaperçue aux yeux de tous les chercheurs car dans un article de Prillieux datant de 1876 nous avons pu lire la description suivante: " Parfois on trouve à la face inférieure des feuilles de Chêne des Galles sphériques qu'on ne saurait distinguer par des caractères extérieurs des Galles en groseille que nous venons d'étudier, mais qui, lorsqu'on les coupe, présentent une consistance toute différente. Au lieu d'être formées dans toute leur profondeur d'un tissu ferme, mais charnu, homogène et facile à couper, ces Galles sont très dures, surtout vers le centre, et opposent à l'instrument tranchant une remarquable résistance. J'en ai vu une, née sur le pétiole d'une feuille, présenter la coloration blanche ponctuée de rouge que l'on observe d'ordinaire sur les Galles en groseille venues dans de pareilles conditions; elle était vide. Dans d'autres, j'ai vu une grosse larve de Cynips servant de pâture à une larve d'Ichneumon; dans d'autres, plusieurs larves se creusent plusieurs logettes irrégulières. Dans ces cas divers les Galles avaient été piquées par des parasites " .

On peut évidemment se demander si la structure de la galle en question est celle d'une galle normale ou celle d'une galle troublée dans son développement. Nous pencherions plutôt pour la première hypothèse car le nombre de galles de ce type, recueillies lors de nos récoltes, est encore assez élevé. De plus toutes ont montré le même type de loge larvaire avec une même gaine lignifiée; elles paraissent bien avoir une structure nettement définie, toujours la même, comme n'importe quelle autre galle.

APERÇU GENERAL SUR LES HYMENOPTEROCECIDIES .

Les Hyménoptéroécidies s'observent sur toutes les parties de la plante et tout particulièrement sur les feuilles

qu'elles traversent ou auxquelles elles sont appendues.

C'est, d'une manière générale, dans ce groupe que se rencontrent les types dont la forme est la plus simple et la structure la plus évoluée. Dans l'ensemble des *Pontania* les cécidies observées, globuleuses ou sub-globuleuses ou encore allongées, sont massives et charnues; dans le groupe des *Cynipides* on peut théoriquement réduire les diverses formes gallaires à un type de base - qui se rencontre d'ailleurs quelquefois - et qui est une cécidie globuleuse renfermant un seul parasite en son centre. Les *Hyménoptéroécidies* massives ou allongées dérivent de cette forme et résultent, en quelque sorte, du groupement d'un certain nombre de cécidies de ce type qui peuvent interférer entre elles; les formes lenticulaires que l'on observe parfois dérivent aussi de la forme globuleuse. Enfin des appendices ou des excroissances s'ajoutent à la forme de base donnant à ces galles des aspects vraiment très particuliers. Les cécidies des *Cynipides* du Chêne sont parmi les plus curieuses que l'on puisse observer; il n'est que de feuilleter le catalogue de Houard pour se rendre compte de leur variété. Un point important à noter est que ces galles sont toujours des galles fermées; l'insecte n'est jamais au contact de l'air directement et est entièrement enveloppé par le tissu gallaire néoformé; il passe sa vie larvaire dans cette coque close qu'il sera obligé de percer au moment propice. Ne serait-ce qu'à ce point de vue ces cécidies atteignent un degré de supériorité que ne montrent pas les autres galles d'insectes. La forme en elle-même est simple mais elle présente le maximum d'avantages pour le parasite.

Au point de vue anatomique ces cécidies sont enveloppées d'un épiderme qui ne présente pas de particularités et qui recouvre un cortex aux grandes cellules claires, pauvres en cytoplasme, creusées de grandes vacuoles peu nombreuses, au noyau de taille analogue ou presque à la normale. C'est dans ce cortex que circulent les éléments conducteurs. Le reste de la paroi est différent suivant qu'il s'agit des *Tenthredinides* ou des *Cynipides*; nous étudierons la partie profonde de la cécidie d'abord dans un groupe puis dans l'autre.

Dans le premier groupe (*Tenthredinides*), au cortex succède une zone de petites cellules riches en cytoplasme, se divisant activement, et, semble-t-il, pendant longtemps; le tissu important ainsi constitué au voisinage du parasite est le tissu nourricier. La cavité gallaire peut être étirée ou globuleuse. Les noyaux de taille analogue à la normale ne montrent aucun changement dans leur structure. La mitose reste normale.

Dans le second groupe (*Cynipides*) se produisent des différenciations très particulières. Il se constitue dans toutes ces cécidies en dedans du cortex une loge gallaire de forme générale sphérique, et qui comprend soit le tissu nourricier seul, soit celui-ci accompagné d'éléments lignifiés. Dans tous les cas le tissu nourricier est formé de files cellulaires rayonnantes se dirigeant vers le parasite et agencées en assises concentriques plus ou moins régulières autour de ce dernier. Ces cellules, aux membranes fines, montrent des dimensions croissantes de la périphé-

rie vers le centre et sont riches en matière vivante; les vacuoles sont petites. La faible épaisseur du tissu nourricier caractérise les galles de Cynipides et les oppose aux galles de Tenthredinides, en dehors des autres caractères anatomiques et cytologiques. Dans le cas le plus simple le tissu nourricier montre d'abord une ou deux assises de cellules particulièrement hypertrophiées, bordant la cavité larvaire tandis qu'au delà les cellules passent, par des transitions, à des cellules de type cambial (cas du *Rhodites rosae* à son début); parfois ce tissu nourricier, beaucoup plus important, comprend un plus grand nombre d'assises (une dizaine) riches en cytoplasme, mais dont les plus proches du parasite sont toujours très hypertrophiées. On passe progressivement de ces cellules à celles du cortex: c'est le cas du *Neuroterus baccarum*. Mais la loge peut comprendre une zone lignifiée qui engaine le tissu nourricier et se relie aux éléments conducteurs d'apparence normale qui traversent le cortex de la galle. Cette gaine lignifiée montre des cellules aux parois plus ou moins épaisses et trouées de perforations nombreuses; elle joue, semble-t-il, un rôle protecteur et conducteur. Cette structure est celle de la cécidie décrite en dernier lieu, celle de la cécidie d'*Aulax hieracii* également; enfin, dans un cas plus spécial encore, existe une seconde gaine lignifiée, concentrique à la première, mais séparée d'elle par une zone de cellules parenchymateuses, grandes, aux membranes fines, pauvres en cytoplasme et appelées à se déchirer. Il y a, par la suite, libération de la partie profonde de la cécidie en une sorte de galle interne recouverte de sa gaine lignifiée; quant au cortex il se trouve recouvert intérieurement par la seconde zone lignifiée. La présence de ces gaines lignifiées est intéressante en elle-même, car elle nous a permis de distinguer une galle nouvelle parmi d'autres d'apparence semblable. Il faut enfin noter qu'en bordure de la cavité gallaire les cellules sont déchirées; leurs membranes pendent dans cette cavité.

Vers la fin de la vie gallaire, et ceci paraît général, un effet hypertrophiant se fait sentir sur l'ensemble des cellules gallaires dont les dimensions augmentent parfois d'une manière très marquée. Il peut également se produire une lignification du cortex ou du parenchyme unissant les loges, lignification plus ou moins intégrale et rapide. Toutefois des cécidies, comme celle du *Neuroterus baccarum* restent parenchymateuses pendant toute leur existence.

Dans ces galles de Cynipides si les noyaux du cortex et des zones lignifiées sont, dans l'ensemble, analogues aux noyaux normaux, les noyaux du tissu nourricier s'hypertrophient progressivement de la périphérie vers le centre; il en est de même, d'ailleurs, du nucléole qui devient structuré. Le contour de ces noyaux, d'abord régulier, s'incise, se lobe, et d'après leur structure on peut les partager en deux groupes:

a) dans la majorité des cas ces noyaux sont du même type que le noyau normal à l'hypertrophie près. Toutefois leur richesse en chromatine permet de conclure à une synthèse intranucléaire de cette substance, sans bouleversement profond de la structure, donc directe.

b) dans quelques cas (*Andricus curvator*, *Neuroterus baccarum*) le noyau du tissu nourricier présente un type nouveau de structure; type tout à fait particulier que l'on peut caractériser par le terme de noyau pseudo-télophasique; la synthèse intranucléaire est ici indirecte.

L'effet hypertrophiant final s'exerce également sur les noyaux en même temps que sur les cellules et nous avons vu que parfois le noyau à bandes chromatiques, pseudo-télophasique, pouvait tendre vers la structure normale.

Il faut bien remarquer que cette structure atypique n'a rien à voir avec le degré de différenciation de la galle, envisagé au point de vue anatomique; ce noyau s'observe aussi bien dans une galle charnue (*Neuroterus baccarum*) que dans une galle dure (*Andricus curvator*).

Les mitoses observées dans l'ensemble de ces galles de Cynipides sont normales, et les particularités nucléaires qui s'observent se forment par voie directe sans passer par des anomalies mitotiques. Toutefois dans les cécidies d'*Andricus curvator* et *Neuroterus baccarum* la mitose nous paraît perturbée et il y a, de ce fait, synthèse intranucléaire de chromatine, mais indirecte puisque s'individualisent des bandes d'allure chromosomique. Enfin, il faut signaler pour ces galles l'absence de modifications du chondriome.

Les galles de Cynipides présentent donc une structure nettement différente et plus hautement différenciée que celle des Tenthredinides tant au point de vue anatomique que cytologique. En revanche dans chaque groupe considéré s'observe une grande homogénéité; en particulier toutes les galles de Cynipides étudiées sont constituées par une ou plusieurs loges de forme sphérique et de structure déterminée, toujours semblables à des différences de détail près. Ce type de loge fermée est caractéristique des galles de Cynipides. Dans le détail les Rhodites engendrent des types de galles à peu près semblables et la lignification générale intervient tôt ou tard. Il en est de même du *Diastrophus rubi* qui serait donc à rapprocher de Rhodites, ainsi que l'*Aulax hieracii*. Par contre la cécidie d'*Aulax glechomae* ne paraît pas devoir se lignifier, le cortex tend, au contraire, à se creuser de lacunes. Enfin les galles d'*Andricus curvator* et de *Neuroterus baccarum* sont à elles seules d'un type particulier. Des observations rapides faites sur la galle lenticulaire de *Neuroterus lenticularis* semblent montrer une structure nettement différente de celle de *Neuroterus baccarum* bien que les insectes vecteurs appartiennent au même cycle; à l'opposé de la première, cette galle renferme une gaine protectrice enveloppant un tissu nourricier aux noyaux hypertrophiés certes, mais d'un type analogue au type normal.

En ce qui concerne la cécidogénèse le point de départ est le même dans les deux groupes; chez les Cynipides et les Tenthredinides interviennent dans la cécidogénèse, successivement, le liquide déposé par l'insecte vecteur et les sécrétions de l'oeuf. Mais les structures dissemblables observées chez les

Tenthredinides et les Cynipides nous obligent à admettre que l'organisation gallaire se poursuit chez les Cynipides par un autre processus qui, dû à la larve, provoque l'hypertrophie cellulaire et nucléaire au voisinage du parasite. Hypertrophie cellulaire et hypertrophie nucléaire sont, dans l'ensemble, parallèles entre elles, mais l'action hypertrophiante sur la cellule peut être de plus longue durée; ainsi s'expliquerait l'hypertrophie cellulaire générale, constatée dans un certain nombre de ces cécidies à la fin de leur existence.

Il faut remarquer que ces galles de Cynipides s'opposent non seulement aux galles de Tenthredinides mais aussi aux autres cécidies étudiées. On observe, en effet, chez les Cynipides: une hypertrophie cellulaire et nucléaire intenses au voisinage du parasite, un rapport nucléo-plasmique dans ces cellules élevé, une synthèse de chromatine maximum, directe (sans modification de la structure nucléaire) ou indirecte (la structure nucléaire est modifiée); de plus l'épaisseur de la loge gallaire induite par le parasite est faible et sa limite interne, c'est-à-dire celle du tissu nourricier, n'a en aucun cas, le caractère d'un épiderme; le tissu nourricier est une formation entièrement nouvelle, nettement différente du tissu nourricier de la plupart des autres cécidies. On peut cependant en rapprocher le tissu nourricier d'Oligotrophus Reaumurianus et peut-être celui de Perrisia fraxini.

En revanche les galles des Tenthredinides se rapprochent par leur structure simple, des Acarocécidies et des Hémiptérocécidies; cependant ce sont des galles fermées, au tissu nourricier abondant, bien individualisé, et non limité intérieurement par un épiderme. Elles ont nettement des caractères d'Hyménoptérocécidies.

En définitive on retrouve dans ces galles d'Hyménoptères la notion de gradients de concentrations, dont les effets aboutissent toujours ici à des cécidies entièrement fermées.

CHAPITRE IV

Z O O C E C I D I E S D E N E M A T O D E S

Après avoir décrit un certain nombre de zoccécidies d'Arthropodes nous étudierons des cécidies radiculaires provoquées par des Vers, en l'espèce des Nématodes du genre *Heterodera*.

RECHERCHES ANTERIEURES

L'étude zoologique des Nématodes et plus particulièrement celle des *Heterodera* est déjà ancienne puisqu'elle date du milieu du siècle dernier; cependant le champ des investigations n'est pas encore clos ainsi que l'indique un ouvrage récent: le *Manual of agricultural helminthology* paru en 1941.

Notre travail se limite aux cécidies dues à l'*Heterodera radicicola*. Celui-ci pénètre dans la racine de la plante, y parcourt une partie de son cycle et provoque en même temps un certain nombre de modifications qui se traduisent extérieurement par l'apparition de tumeurs radiculaires nettement visibles.

Ces nématocécidies sont citées dans divers ouvrages généraux comme ceux de Sorauer, Houard, Smith, Heald, etc; signalons que Franck, pas plus d'ailleurs que Muller et Atkinson, n'observe la présence des cellules géantes caractéristiques de ces néoformations. Les travaux particuliers effectués comportent assez souvent, en dehors de considérations proprement anatomiques, un certain nombre d'observations cytologiques que nous résumerons maintenant.

Treub en 1887 décrit les effets du parasitisme de l'*H. javanica*, forme proche de l'*H. radicicola*, sur les racines de la Canne à sucre. Cet *Heterodera*, le plus souvent, "ne cause pas d'hypertrophie dans les racines de la Canne à sucre; ce n'est que lorsque la racine attaquée est très mince, qu'un léger renflement se produit". Le nématode entre dans l'écorce et "se dirige dans une direction parallèle à l'axe du cylindre central, sans laisser de trace de son passage entre les cellules. Arrivé dans un endroit où une racine latérale commence à prendre naissance, le parasite cesse sa migration". L'endoderme est disloqué, ses cellules deviennent méconnaissables et les parasites peuvent pénétrer dans le cylindre central. Les cellules "dans le voisinage de la tête du parasite prennent des dimensions démesurées" et renferment "toujours un grand nombre de noyaux". Il précise "jamais je n'ai rencontré jusqu'ici dans les grandes cellules, des noyaux présentant des phases de la division indirecte. Par contre, j'ai vu plusieurs fois des cas, comme ceux des figures 5 et 6, où les noyaux font l'effet de se multiplier par division directe". "On retrouve les cellules à plusieurs

noyaux après la disparition du parasite . Leur contenu s'est bruni, et leurs parois se sont épaissies de façon singulière ". L'auteur semble attribuer à l'hypertrophie seule les dimensions des cellules géantes et à l'amitose les nombreux noyaux qu'elles renferment. L'article de Prillieux (1892) ne fait que signaler la présence de l' *H. Schachtii* dans les racines de l'oignon, présence qui n'avait pas encore été signalée. De Wildeman étudiant les nodosités des racines du *Clerodendron Bungei* les attribue à l' *H. radiculicola*. Il en fait la description anatomique et dit-il " les cellules-géantes que l'on observe dans les nodosités du *Clerodendron* sont constituées par les jeunes cellules des vaisseaux . Ces cellules au lieu de s'allonger en tubes, d'épaissir leur paroi en les lignifiant, s'agrandissent en diamètre et leur noyau primitivement unique se divise en un grand nombre de noyaux-fils, sans qu'il se forme pour cela des cloisons cellulaires . On trouve souvent sur la paroi de ces cellules des bandes d'épaississement ".

Pour Vuillemin et Legrain (1894) il y aurait symbiose entre l' *H. radiculicola* et les plantes qu'il parasite, du moins pour les espèces étudiées, cultivées au Sahara. Les auteurs écrivent : "au voisinage des vers, un certain nombre de rudiments de vaisseaux appartenant au bois primaire ou secondaire au lieu de s'allonger en tubes et de lignifier leurs parois se transforment de bonne heure en utricules fortement renflées. Leurs noyaux grandissent et se multiplient . On en trouve jusqu'à 50 et davantage dans une seule utricule. Le protoplasma, riche en matières azotées et privé d'amidon, emprisonne dans les mailles d'un vaste réseau une grande quantité d'eau. La paroi fortement épaisse, essentiellement cellulosique, prend les caractères du collenchyme. A ce titre elle fonctionne aussi comme réservoir de liquide; elle est fenêtrée d'un grand nombre de ponctuations qui permettent aux utricules de puiser l'eau aux vaisseaux et de la céder aux cellules altérées du voisinage ". Les cellules-géantes qui constitueraient, selon les vues de ces auteurs, des sortes de réservoirs d'eau, seraient des cellules fortement hypertrophiées dont le noyau se multiplierait; cette opinion concorde avec celle de Wildeman.

Queva (1894) note la situation superficielle des *Heterodera* et la présence au voisinage de la région céphalique du Nématode de cellules intercalaires qui " prennent des dimensions considérables et se distinguent nettement des autres par leur grande taille et leur contenu ". Le protoplasme est riche en granulations, renferme de nombreux noyaux et de nombreuses vacuoles. Ces cellules et les éléments ligneux qui les accompagnent se forment à partir d'un tissu secondaire destiné à circonscrire l'emplacement occupé par le parasite; elles ne dérivent par des éléments jeunes des parties ligneuses comme l'admettent Vuillemin et Legrain, de Wildeman, mais se forment au moins dans l'exemple étudié (*Dioscorea illustrata*) en dehors de tout faisceau.

Beille (1898) observe ces nodosités sur les racines de *Papaya gracilis* et les décrit ainsi : " par suite de l'irritation du parasite, le tissu parenchymateux se divise rapidement et sous l'influence de cette pression intérieure l'écorce s'exfolie,

l'endoderme et le péricycle deviennent méconnaissables et toute la tumeur, entourée d'une assise subéreuse assez épaisse, n'est formée, en dehors des systèmes conducteurs primitifs et de nouvelle formation, que par une masse de parenchyme où sont disséminés les galles". Il signale lui-aussi à l'extrémité céphalique la présence de cellules-géantes, arrondies ou irrégulières, se formant aux dépens du tissu parenchymateux de la racine, à parois minces, à protoplasme abondant, garnies de vacuoles volumineuses, ayant de 10 à 15 noyaux environ. " Dans nos préparations nous avons observé en outre que les cloisons de séparation des cellules-géantes étaient plus ou moins détruites et les masses protoplasmiques des éléments voisins étaient confondues; nous croyons donc qu'il faut rapporter la formation de ces groupes de cellules-géantes non seulement à l'irritation causée par le parasite sur les cellules avoisinantes, mais encore à la fusion plus ou moins complète d'éléments primitivement distincts". Ce travail plus complet que les précédents contient, quant à l'origine des cellules-géantes, une hypothèse complètement opposée à celles des auteurs précédents.

Molliard publie dans la Revue générale de Botanique (1900) une étude " sur quelques caractères histologiques des cécidies produites par l'*Heterodera radicicola* Greff ". D'après l'auteur les divers Nématodes parasites des Végétaux peuvent provoquer soit de simples désorganisations cellulaires soit de véritables galles. C'est le cas de l'*H. radicicola*. Les racines de Melon envahies présentent des renflements très nombreux, irréguliers, déformant les grosses racines ou situés vers l'extrémité des jeunes radicelles. Le nématode " vient occuper une région à peu près axiale de l'organe" dans le méristème terminal ou à quelque distance: "il a pour effet de déterminer un accroissement notable dans le volume des cellules de toutes les régions, leur nombre n'augmentant pas tout d'abord d'une manière appréciable, et d'amener un changement très net dans la différenciation des tissus ". Les cellules corticales sont simplement hypertrophiées, mais le cylindre central est modifié: " l'axe est occupé par des cellules-géantes à protoplasme très dense et granuleux, et présentant un grand nombre de noyaux ". De place en place " ces cellules multinucléées se trouvent bordées par des cellules de dimensions comparables à celles du parenchyme central mais qui présentent des épaississements lignifiés; ce sont des cellules vasculaires ". Les cellules vasculaires de la périphérie sont uninucléées, plus à l'intérieur certaines présentent des cloisonnements incomplets et sont garnies de plusieurs noyaux, enfin viennent les cellules-géantes dont le nombre de noyaux peut aller jusqu'à 30 environ. D'après l'auteur, ces cellules-géantes se forment à partir des cellules vasculaires; il écrit : " une coupe longitudinale montre en effet que ce tissu vasculaire est la continuation de celui qui existe dans la région saine de la racine et qu'il en est ainsi également pour les cellules plurinucléées ". " On peut trouver toutes les transitions entre les cellules vasculaires qui restent fermées et courtes et ne sont que des vaisseaux qui n'ont pas subi d'allongement, mais s'étant par contre développés dans le sens radial, et les cellules plurinucléées dont les diamètres transversal et longitudinal sont tous deux considérables ". De même il observe tous les intermédiaires entre les cellules pourvues d'un ou de plusieurs noyaux, qui

présentent des cloisonnements incomplets et les cellules-géantes dont le nombre de noyaux est très élevé. L'auteur n'explique pas par quel mode de division se forment ces cellules avec un petit nombre de noyaux. Le noyau normal a $6/4$ microns, les noyaux des cellules-géantes atteignent $16/12$ microns et "surtout offrent des formes très variées; ils présentent souvent des étranglements correspondant à une fragmentation; le nombre des nucléoles est de 1, 2, 3 ou 4 et chacun d'eux devient plus gros, même d'une manière relative, que le nucléole des noyaux normaux; la chromatine, au lieu d'être régulièrement distribuée se condense souvent en certaines régions. Généralement les noyaux provenant d'une fragmentation d'un noyau initial s'écartent les uns des autres, mais dans quelques cas ils restent accolés et il n'est pas rare de trouver des masses nucléaires mamelonnées formées par la réunion de 5 ou 6 noyaux ". Il y a donc fragmentation nucléaire. Dans les cellules plus âgées le noyau dégénère; le contour nucléaire disparaît et la chromatine diffuse dans le cytoplasme. Dans le *Coleus* les cellules-géantes renferment jusqu'à 200 noyaux dont certains présentent les mêmes aspects que ceux du Melon mais dont d'autres " peuvent s'en distinguer par une taille beaucoup plus grande ". Le nématode emprisonné dans ces cellules-géantes s'accroît aux dépens de celles-ci qui lui fournissent des matériaux alimentaires. Pour l'auteur, si Franck n'a pas vu les cellules-géantes c'est qu'il les a confondues avec le parasite. Le travail de Molliard est, au point de vue cytologique, en net progrès sur les précédents.

Tischler étudie l'année suivante (1901) les mêmes nodosités sur les racines de *Circea lutetiana*; pour cet auteur les cellules-géantes multinucléées prennent naissance dans le plérôme qui réagit le premier. Les mitoses sont toutes normales et l'auteur écrit que ce mode de multiplication des noyaux s'observe dans les jeunes stades de formation des cellules-géantes. Mais par la suite la division mitotique se poursuit par des amitoses typiques. La description de la structure de ces noyaux rappelle celle faite par Molliard: il y a condensation de la chromatine en gros grains, en masses qui rappellent les chromosomes. Plus tard, le noyau devient faiblement chromatique, se désorganise, sa structure disparaît et il se fragmente. L'auteur a donc observé des mitoses normales, ensuite, fait nouveau, la désorganisation de la structure des noyaux des cellules-géantes.

Houard reprend cette étude (1906) sur le *Cissus discolor*. Pour l'auteur " la présence de l' *H. radiculicola* au voisinage de l'assise génératrice interne de la racine excite le fonctionnement de cette assise, ce qui entraîne la production d'abondants tissus ligneux secondaires... A côté de ces cellules vasculaires et au voisinage immédiat du parasite se trouvent les cellules-géantes, à parois minces " qui, bien entendu, " présentent un grand nombre de noyaux (jusqu'à quarante), plongés au milieu d'un protoplasma abondant, réticulé par places, à larges vacuoles. La taille de ces noyaux atteint environ cinq ou six fois celle des noyaux ordinaires; leur forme reste, en général, arrondie ou ovoïde et rarement on les trouve étirés, fragmentés plus ou moins complètement ou encore accolés quatre ou cinq ensemble Les nucléoles se sont présentés peu nombreux en général (trois au maximum) dans les noyaux de ces

cellules". Quant à l'origine de ces cellules-géantes l'auteur écrit: " il est à présumer que ces cellules prennent naissance aux dépens des éléments vasculaires du bois primaire aussi bien que du bois secondaire ou encore aux dépens des cellules vasculaires, comme Vuillemin et Legrain, puis Molliard l'ont signalé pour des cécidies semblables". Pour l'auteur " la multiplication nucléaire pathologique des cellules-géantes de *Cissus discolor* reste comparable, quoique avec une intensité moindre, à celle qui a été signalée par Molliard dans d'autres nématocécidies (voir le résumé plus haut). L'auteur n'a pas observé de phénomène de dégénérescence nucléaire ni les " cloisons incomplètes observées par des auteurs dans les cellules plurinucléées"(Beille par ex.) et " rapportées à une désorganisation des parois entraînant la fusion plus ou moins complète d'éléments cellulaires primitivement distincts". Il est préférable, dit l'auteur, de voir dans ce phénomène une production incomplète de cloisons corrélative d'une division incomplète également des noyaux " comme le suppose Molliard. Les cellules vasculaires servent d'intermédiaire entre les éléments conducteurs normaux de la racine et les cellules plurinucléées; ils assurent à ces dernières une irrigation suffisante. Les cellules-géantes forment un tissu nourricier.

Nemec (1911) attribue l'origine des cellules-géantes aux cellules du plérôme placées à l'intérieur du péricycle et quelques fois aux cellules qui auraient donné des éléments du xylème et du phloème. Il les décrit comme renfermant un abondant protoplasma, de nombreux noyaux, plus gros que les noyaux normaux, des chondriosomes filamenteux; leur paroi, épaisse, est perforée et par les perforations les plus grosses les cytoplasmes communiquent, et, dit-il, les noyaux peuvent passer. Malgré l'apparence syncytiale des cellules-géantes il admet que plusieurs cellules se placent à l'origine, cellules qui fusionneraient par intervention d'une substance lysant la membrane cellulaire. Il présume que les cellules-géantes agissent comme une sorte de nectaire: il y aurait excrétion, ce qui leur confère un caractère glanduleux. Signalons la même année, un ouvrage de Delacroix dans lequel quelques chapitres traitent de l'*Heterodera*.

Küster consacre quelques paragraphes à ce Nématode dans "Pathologische pflanzenanatomie" (1916); ces galls s'observent, dit-il, sur les racines de diverses plantes et ce qui les caractérise c'est qu'elles ont partout la même structure interne et renferment, en particulier, des cellules-géantes riches en noyaux. Dans l'ensemble, il reprend les observations de Nemec: les cellules-géantes se forment non par accroissement mais par fusion de cellules voisines normales. La substance dissolvant la membrane peut être formée par le parasite ou la cellule elle-même .

Le travail de Steiner (1925), très intéressant, laisse de côté l'étude cytologique de ces cécidies.

Kostoff et Kendall (1931) reprennent cette étude sur les racines de *Nicotiana*. Dans les galls de Tabac le parasite occupe de préférence la partie centrale de la racine mais peut aussi se localiser dans la partie périphérique de l'écorce. Les cellules-géantes apparaissent bientôt après que la tête du Nématode ait pénétré dans la région du parenchyme voisin du tissu vasculaire de la

racine-hôte et que le parasite ait commencé d'éjecter la sécrétion de ses glandes salivaires. Les auteurs admettent pour la formation des cellules-géantes deux chemins. Le plus souvent elles sont dues à la dissolution des membranes séparant les cellules primitives; et les auteurs écrivent que les membranes cellulaires placées immédiatement en-dessous de la région orale du parasite deviennent notablement plus fines et finissent par ne plus apparaître. Les auteurs admettent aussi, mais moins fréquemment, qu'au début de l'envahissement la division nucléaire n'est pas - ou partiellement pas-accompagnée de la division cellulaire, ce qui donne également des cellules-géantes. De toutes façons pour Kostoff et Kendall le noyau se divise par mitose; celle-ci peut parfois présenter certains troubles; en particulier, des chromosomes retardataires. On peut ainsi obtenir des noyaux de forme " amitotique " ou de tailles diverses; quand la membrane disparaît les noyaux résiduels fusionnent entre eux. Les nucléoles augmentent en nombre et en dimensions, et, par suite des fusions, les masses nucléaires possèdent plusieurs nucléoles.

Ross (1932) décrit dans son traité les cellules-géantes des galles d' *Heterodera* comme riches en cytoplasme et en noyaux. Ces noyaux se divisent tout d'abord par mitose et ensuite par amitose. Quand l'excitation du parasite cesse, ces cellules-géantes prennent une paroi épaisse. Leur contenu s'appauvrit et elles meurent. Ces cellules jouent un rôle nourricier. Il distingue les deux espèces d' *Heterodera* de la manière suivante:

- l' *H. Schachtii*: la femelle est externe et perce l'écorce de la racine où elle n'est retenue que par une partie grêle.

- l' *H. radiculicola*: la femelle vit à l'intérieur de la galle, c'est-à-dire de la racine.

Pour Christie (1936) les larves du Nématode entrent dans la plante sans provoquer de grands dommages; elles s'infiltrant surtout dans les espaces intercellulaires. Les cellules-géantes apparaissent aux dépens des cellules de la couche du plérôme adjacentes à la tête du parasite, cellules qui normalement auraient donné des éléments vasculaires. Ces cellules augmentent de taille tandis que leur noyau se divise, une membrane très délicate apparaît mais disparaît et les deux cellules-soeurs entrent en coalescence. Par la suite, d'autres cellules voisines fusionnent avec ces cellules, par disparition de la membrane qui devient indistincte. Il se forme ainsi de 3 à 6 cellules-géantes qui sont plus ou moins coalescentes. La division est normale mais très probablement par la suite, peuvent intervenir des divisions amitotiques et des fragmentations nucléaires. Ces phénomènes sont dus, d'après l'auteur, à une substance émise par la bouche du parasite.

Lindford (1940) obtient expérimentalement des tumeurs de Nématodes sur diverses plantes, au niveau des feuilles, des tiges ou des bourgeons; dans ces tumeurs peuvent s'observer des cellules-géantes sur lesquelles l'auteur n'apporte pas de grands détails.

Dans leur *Manual of agricultural helminthology* (1941) Filipjec et ses co-auteurs donnent un certain nombre de renseignements généraux sur les Nématodes et l'Heterodera en particulier . Filipjec note, d'après les expériences de Christie, que ceux-ci pénètrent surtout par les blessures et s'établissent dans les racines, leur extrémité antérieure étant dans le plérôme. La première réaction des tissus de la racine est l'hypertrophie des cellules corticales. Les premières cellules-géantes sont habituellement formées dans le plérôme adjacent à la tête du parasite. Des divisions ont lieu, la formation de la membrane commence, mais elle se dissout après; les cellules entrent en coalescence d'où l'apparition des cellules-géantes. Dans la Tomate les cellules-géantes dérivent des cellules qui auraient normalement donné naissance aux vaisseaux. Il y a de 3 à 6 cellules-géantes et Christie pense comme Kostoff que la dissolution des membranes cellulaires est due à des substances sécrétées par la bouche du parasite. A noter que les auteurs de ce livre signalent que les Heterodera qui infestent le Chanvre et le Houblon sont des espèces différentes non encore décrites.

ETUDE DES NEMATOCECIDIES .

Trois séries de cécidies ont été récoltées: la première sur *Cannabis sativa* L. (Cannabinacées); la seconde sur *Spinacia oleracea* L. (Chenopodiacees); la dernière sur *Datisca cannabina* L. (Datisceae). Les deux premières espèces possèdent un noyau riche en chromatine et de structure semi-réticulée; les images observées présenteront par conséquent de grandes similitudes. La troisième espèce, au contraire, montre un noyau du type euchromocentrique; aussi les aspects nucléaires seront-ils différents et par là plus intéressants, même si au fond il n'y a aucune modification nouvelle . Nous étudierons d'abord la nématocécidie du *Cannabis sativa* L.

I.- NEMATOCECIDIE de CANNABIS SATIVA L.

Ces nématocécidies ont été recueillies (I) dans les terrains de culture du Museum d'histoire naturelle de Paris; malheureusement, les échantillons jeunes s'étant révélés rares, on a surtout étudié les stades adultes de ces cécidies.

I° DESCRIPTION DE LA CECIDIE .

a) aspect morphologique .

L'appareil radiculaire du *Cannabis sativa* L. forme un chevelu dense, par suite de la présence de radicules nombreuses, portées par des racines à peine plus grosses qu'elles . Sur ces racines et ces radicules apparaissent de petites protubérances

(I) Nous remercions vivement Monsieur Rizet qui a bien voulu nous signaler ces cécidies.

d'aspects variables, allongées, arrondies ou subglobuleuses, serrées ou espacées, qui rappellent par leur morphologie les nodosités des Légumineuses. Les unes sont terminales: elles sont cependant rares; d'autres peuvent se placer au point de rencontre d'une racine et d'une radicelle, mais la plupart se situent sur le trajet même de la racine ou de la radicelle. La déformation est presque toujours plus développée d'un côté de la racine que de l'autre: il y a dissymétrie marquée, due à la présence du parasite logé de ce côté de la racine. La surface de ces nodosités est parfois lisse, régulière; d'autres fois, au contraire, mammelonnée, probablement en rapport avec le contact du sol et peut-être aussi avec le stade de développement de l'animal; enfin, elles sont de même couleur que la racine et leurs dimensions varient entre 2 et 5 mm.

Les plantes porteuses de ces nodosités étaient alors vigoureuses, en pleine croissance; elles ont fleuri et fructifié par la suite. Il ne semble donc pas que la présence du Nématode ait apporté de grands troubles à la vie de l'hôte.

b) en coupe.

On aperçoit dans la série des coupes successives (transversales ou longitudinales) le parasite logé, en gros, dans l'écorce, et qui allonge sa partie antérieure, grossièrement tubulaire, entre des cellules de très grande taille qui méritent l'appellation de cellules-géantes. En relation avec elles s'est développé un système conducteur néo-formé qui lui-même se raccorde aux éléments conducteurs normaux de la racine. Le parasite est, ici, étroitement entouré par les cellules géantes, au moins dans sa partie orale, tandis que le reste de son corps est au contact de cellules corticales; il n'y a pas de cavité gallaire.

2° ANATOMIE DE LA RACINE NORMALE

L'assise pilière de la racine jeune recouvre un parenchyme cortical de quelques assises cellulaires dont la dernière, à grandes cellules, est l'endoderme. Le péricycle constitué de cellules plates, enferme deux faisceaux de phloème alternant avec deux faisceaux de xylème réunis en une bande diamétrale. Par la suite apparaissent des formations ligneuses secondaires importantes, avec de nombreux vaisseaux et du parenchyme ligneux, englobant totalement la phase alterne vasculaire. Dans l'écorce s'observent des fibres cellulósiques et, à la limite, des éléments subérifiés secondaires.

3° ETUDE DE LA CECIDIE

a) vue d'ensemble.

Lorsqu'on suit une série de coupes transversales, on aperçoit, dans les premières, une sorte de grand sac coloré en vert par le vert lumière. Ce sac limité par une membrane épaisse et rempli de cytoplasme, ou, dans quelques cas, garni d'éléments plus petits, ovoïdes ou oblongs, correspond au parasite et plus particu-

lièrement à sa région postérieure. Après la fécondation, le parasite femelle pénètre dans l'écorce de la racine, s'accroît et grossit en même temps que les oeufs subissent un commencement de développement à l'intérieur même de la mère; par la suite la matrice disparaît et ces jeunes embryons tombent dans le corps même de la mère c'est-à-dire dans sa cavité générale; le tissu musculaire se désagrège et il ne reste plus alors que les téguments épais à l'abri desquels l'évolution se poursuit. C'est ce gros sac logé dans l'écorce et renfermant ou non des embryons que l'on vient de décrire dans ces premières coupes. Il est entouré de cellules parenchymateuses corticales qui montrent généralement une certaine hypertrophie, quoique certaines restent de taille normale. Elles ne sont cependant pas riches en cytoplasme et leur noyau paraît normal. Dans les coupes suivantes ce sac peut rester gonflé comme une outre, mais de toutes façons après avoir passé par une taille maximum il diminue de volume et fait enfin place à la partie antérieure du corps, beaucoup plus réduite et de section circulaire; il disparaît ensuite des coupes.

Avant que le Nématode disparaisse, c'est-à-dire au niveau de la partie moyenne et surtout de la partie antérieure de son corps et l'entourant, apparaissent des formations curieuses: on voit toujours en coupe transversale, d'abord quelques cellules plus grandes que leurs voisines, plus riches en cytoplasme et par conséquent intensément teintées en vert par le vert lumière. Dans les coupes suivantes ces formations se précisent: ces cellules se continuent en effet et leur section devient de plus en plus grande; ce sont des cellules hypertrophiées mais dont l'hypertrophie est gigantesque; ces cellules ont des formes très diverses et leur nombre est relativement peu élevé: 5 ou 6 au maximum; les unes sont très grandes, les autres disparaissent en quelques coupes; leur situation est très particulière car elle se placent autour de la tête du parasite. Puis ces cellules diminuent de taille, disparaissent et enfin dans les coupes qui terminent la série s'observent seuls les tissus normaux de la racine. A noter enfin qu'au voisinage des cellules-géantes les fibres ont disparu, mais se retrouvent dans le reste de l'écorce.

La coupe longitudinale montre également les cellules géantes placées autour de l'extrémité antérieure du parasite (PL.XII fig 1). La position des cellules géantes présente de légères variations suivant la nodosité étudiée.

b) étude histologique et cytologique.

Après cette vue d'ensemble l'on envisagera d'un peu plus près ces éléments en étudiant successivement:

1° la cellule-géante: membrane, cytoplasme, vacuoles, chondriome.

2° l'appareil nucléaire de ces cellules-géantes

3° les cellules avoisinantes.

4° les éléments conducteurs.

1° la cellule-géante.

La cellule-géante, le plus souvent placée dans le sens de la racine, quelquefois en sens contraire, est de forme nettement irrégulière et se présente sous des aspect très divers; très allongée ou au contraire ramassée sur elle-même, en forme de tube ou en forme d'outre, son diamètre peut varier suivant le niveau considéré (PL XII fig.2). Sa paroi n'est pas rectiligne et, vue de profil, c'est une suite de lignes courbes et de lignes droites se succédant diversement : chaque petite cellule voisine semble vouloir lui imprimer sa forme propre; de plus elle est fortement épaissie par rapport à la membrane des cellules voisines, mais cet épaississement est variable suivant les nodosités étudiées; enfin, vue de face, cette paroi montre un aspect mammelonné, rugueux, assez curieux; il s'ensuit que dans sa forme comme dans sa structure la membrane de ces cellules-géantes est vraiment particulière.

Le cytoplasme qui la garnit est abondant et occupe tout le volume cellulaire; il a, après fixation et coloration au vert lumière, une teinte franchement verte et un aspect grumeleux dû aux vacuoles nombreuses et en général de petite taille . La richesse en cytoplasme de ces cellules tranche nettement avec la pauvreté des cellules voisines.

Le chondriome présente des caractères analogues à celui de la cécidie suivante où il sera décrit avec plus de détail. On dira seulement qu'il est dans les cellules-géantes, toujours granuleux et accompagné de nombreux protéoplastes. On y aperçoit les mêmes formations particulières dont il sera parlé plus tard.

En définitive ces cellules sont vraiment des cellules géantes et il suffira de les comparer aux cellules voisines pour voir que leur nom n'est en rien exagéré.

Comment ont pu se former ces cellules ? Il semble que deux processus peuvent intervenir :

- a.- un processus hypertrophiant.
- b.- un processus de lyse de la membrane de cellules préexistantes.

Le premier processus : hypertrophie d'une seule cellule qui atteindrait ce gigantisme, paraît dépasser les limites du raisonnable. La comparaison d'une de ces cellules-géantes avec les cellules voisines normales permet de mesurer l'ampleur d'un tel processus. Il ne paraît pas possible qu'il soit seul en cause; il est vraiment trop démesuré.

Le deuxième processus : lyse de la membrane cellulaire, semble plus près de la réalité. Il y aurait d'abord multiplication cellulaire au contact du parasite, puis sous l'action d'une substance émise par ce dernier, destruction de la membrane encore jeune de ces cellules . Quels faits peut-on apporter à l'appui de cette hypothèse ?

L'étude d'une cécidie très jeune dans laquelle le parasite présente la forme vermiculaire, a montré qu'il n'est alors environné que de cellules jeunes, de petite taille, dans lesquelles peuvent s'observer des figures de division, toutes normales.

Dans des nodosités plus âgées, mais où le Nématode apparaît encore à l'état vermiculaire, l'aspect est le suivant : une ou deux cellules-géantes, riches en cytoplasme, sont déjà visibles, mais leur taille est encore bien réduite par rapport aux cellules géantes définitives; dans toute la région restante qui avoisine la partie antérieure du parasite, ne s'observent que de petites cellules disposées sans ordre bien apparent, très nombreuses, dans lesquelles des figures de division, normales, se voient encore. Ces nombreuses cellules sont encore séparées par des membranes fines, probablement la membrane albuminoïde provenant du phragmoplaste lui-même. Il semble bien qu'autour du parasite se produisent des phénomènes d'hypertrophie intense, les cellules formées fusionnant peu après, par lyse de la membrane qui les sépare, pour former les cellules-géantes.

Lorsqu'on observe de plus près les cellules-géantes (PL XII fig. 2) on remarque certains faits intéressants, par ex. que des tractus restent attachés à la paroi, tractus qui correspondent probablement à des membranes cellulaires anciennes; que les cellules qui bordent ces cellules-géantes sont quelquefois ouvertes vers elles, la membrane étant incomplète; que dans la cellule-géante elle-même on peut trouver des restes de membrane précédemment existantes: en abaissant suffisamment le condenseur du microscope on voit apparaître de fines lignes courbées ou rectilignes qui circonscrivent des cellules dont l'aspect est identique aux cellules voisines de taille normale; le contour irrégulier de la paroi tel qu'il a été décrit plus haut paraît être justement dû à l'origine pluricellulaire des cellules-géantes. Enfin si l'on regarde les limites entre cellules-géantes elles-mêmes on voit que les membranes séparatrices ne sont pas toujours continues mais peuvent s'interrompre et laisser un passage permettant la communication de l'une vers l'autre. Les cellules-géantes ne sont donc pas forcément closes et le fait qu'elles peuvent communiquer entre elles apporte un argument supplémentaire à la seconde hypothèse.

Cette hypothèse de la lyse des membranes semble donc être soutenue par des faits assez probants, toutefois il serait faux, semble-t-il, de limiter seulement à une action destructrice de la membrane la formation de la cellule-géante. Comme dans toutes les cécidies précédemment étudiées, il y aurait en plus un effet hypertrophiant; ces cellules avant de s'agglomérer ou en s'agglomérant subissent une action hypertrophiante qui peut aussi s'exercer sur la cellule-géante elle-même; l'étude des noyaux et des cellules voisines des cellules géantes permettra de mieux admettre cette hypothèse.

En résumé il semble que l'on puisse dire que les cellules-géantes situées autour de la partie antérieure du Nématode résultent de la fusion, précédée ou suivie d'une hypertrophie, de cellules préexistantes, dues à la multiplication cellulaire provoquée par le parasite.

Il reste à rechercher dans quelle région de la racine prennent naissance ces cellules-géantes.

Au voisinage du parasite, mais dans le cylindre central, s'observe une zone lignifiée aux éléments disposés longitudinalement dans le plan horizontal; toute cette région est néoformée et l'on n'y observe ni zone génératrice ni liber. Les cellules-géantes sont au contact de ces éléments d'une part et d'autre part touchent directement à l'écorce; il semble donc normal d'admettre que les cellules-géantes prennent naissance dans la région "endoderme-péricycle". Les cellules voisines du péricycle et les cellules profondes de l'écorce peuvent participer aussi à la formation de cet ensemble.

2° L'appareil nucléaire de la cellule-géante.

Ces cellules-géantes déjà intéressantes par leur taille et leur mode de formation montrent des aspects nucléaires très intéressants. L'observateur qui les regarde est en effet frappé par la multiplicité des noyaux qu'elles contiennent: ces cellules-géantes sont plurinucléées. Le nombre de noyaux peut être très grand; dans une seule coupe on peut en compter, par ex. plus de vingt, et il peut y avoir comme cela plusieurs coupes avec de nombreux noyaux. Le total en est, par conséquent, élevé: à compter seulement cinq coupes à vingt noyaux cela fait le chiffre impressionnant de cent noyaux dans une même cellule.

La forme de ces noyaux est très variable; ils sont de contour régulier ou irrégulier, tantôt allongés, tantôt, au contraire, arrondis; on verra que leur forme peut être fonction de leur structure. Ils sont, le plus souvent, éparpillés dans tout le cytoplasme de la cellule-géante, à des emplacements quelconques ou bien forment des plages d'un petit nombre de noyaux, ou encore se disposent en file; dans d'autres types de cellules ils sont, au contraire, très serrés, très ramassés et paraissent former un immense noyau aux multiples lobes, à côté duquel peuvent se voir des noyaux isolés. Enfin certaines cellules-géantes, d'un format plus réduit, ne renferment qu'un très petit nombre de noyaux (un, deux ou trois par exemple) mais alors très hypertrophiés. Il y a donc, dans l'aspect de l'appareil nucléaire, une grande diversité.

Cette diversité va se retrouver dans la structure même des noyaux dont l'étude sera précédée de celle du noyau normal.

Les noyaux du *Cannabis sativa* ont un contour régulier et sont arrondis ou allongés (PL XII fig. 3a et b). Ils possèdent un, plus rarement deux, nucléoles, sans ou avec une très faible auréole périnucléolaire. Le suc nucléaire est rosé et la chromatine se détache en chromocentres plus ou moins gros, d'un violet rouge, reliés entre eux par des tractus. Ces chromocentres sont tantôt arrondis, tantôt allongés, à bords réguliers ou irréguliers, un ou deux accompagnent le nucléole; les tractus eux-mêmes peuvent être fins ou, au contraire, épaissis par place. Ces noyaux sont donc du type semi-réticulé.

Les noyaux isolés des cellules géantes sont tous nettement hypertrophiés. Leurs dimensions sont celles du noyau normal multipliées de deux à quatre fois; il faut noter qu'à ce point de vue on observe, en gros, deux types de noyaux qui peuvent correspondre les uns au noyau normal diploïde, les autres au noyau tétraploïde que l'on rencontre dans le périblème de la racine normale. Globuleux ou allongés ces noyaux montrent maintenant un contour plus ou moins régulier, peuvent même se lobier ou s'inciser plus ou moins profondément; enfin leur structure peut-être différente d'où la nécessité de les classer en trois catégories:

a) dans la première catégorie (PL XII fig.4a b) les noyaux gardent une structure voisine de celle des noyaux quiescents normaux, à la dimension près. Toutefois les chromocentres sont beaucoup plus gros et irréguliers, et forment de vastes plages violacées, peut-être réticulées; les tractus eux-mêmes plus visibles, ou plus épais, ont un bord plus irrégulier tandis que le suc nucléaire apparaît plus clair que celui du noyau normal; le nombre de nucléoles est variable: un, deux, guère plus, mais ils sont considérablement hypertrophiés. La double coloration Feulgen-vert lumière leur confère une teinte verte à la périphérie, sous forme d'un léger liséré, tandis que la région centrale varie du rose au rougeâtre; ils se colorent d'ailleurs faiblement au vert-lumière.

Les changements concernent, par rapport au noyau normal, les dimensions, la forme et la quantité de chromatine.

b) Le second type de noyau (PL.XII fig6) présente un contour extrêmement bizarre: il est limité par des lignes concaves ou convexes, se rejoignant parfois en angles aigus qui lui confèrent une allure vraiment particulière, inhabituelle; de plus ce noyau paraît transparent, vide, et comme réduit à un squelette formé de tractus chromatinien. Ce sont ces derniers qui, accompagnés de chromocentres manifestement réduits et parfois moins nombreux, le bordent ou s'entrecroisent à son intérieur; on a l'impression que le suc nucléaire a disparu. Le nucléole est encore quelquefois visible. Ces noyaux qui semblent se vider de leur contenu et dont la chromatine s'amenuise, paraissent bien être des noyaux en voie d'altération.

c) enfin dans un type intermédiaire (PL XII fig.5, en particulier 5a et 5b) la chromatine, visible sous forme de tractus et de chromocentres encore de grande taille, est d'allure normale, mais le noyau devient transparent et son contour tend à perdre sa forme régulière.

Ces trois types de noyaux coexistent souvent dans une même cellule, l'un d'eux pouvant être localisé dans une certaine aire cellulaire; dans d'autres cas la cellule-géante ne montre qu'un seul type de noyau.

On peut enfin observer des noyaux pycnotiques, absolument caractéristiques, formant comme des traînées informes, rouge violacé vif, dans la cellule-géante.

Comme il a été dit plus haut, à côté de ces cellules géantes renfermant un nombre élevé de noyaux isolés, en existent d'autres dans lesquelles les noyaux ne sont plus éparpillés mais ramassés, groupés et serrés à tel point, qu'à première vue, il semble que l'on ait affaire à un noyau unique extrêmement lobé. (PL. XII fig. 7). Une observation plus précise montre que ces "noyaux" sont composés de nombreux noyaux juxtaposés, évidemment plus grands que d'ordinaire et de contour plus ou moins régulier. Leur structure nucléaire est généralement du premier type mais on peut, dans certains cas, observer à la périphérie de ces masses des noyaux du second type, réduits à leur squelette; l'emplacement de ces derniers semble normal car s'il y a disparition de la chromatine comme matière trophique, elle doit se produire dans le sens centripète. Ces masses nucléaires sont importantes et se retrouvent dans plusieurs coupes. Pourquoi ces noyaux s'agglomèrent-ils ? Il semble qu'ils appartiennent à des cellules-géantes en partie vidées de leur cytoplasme; celui-ci, localisé à ce stade de la vie de la cellule dans une aire limitée de cette dernière, regrouperait tous les noyaux en les agglomérant. Mais est-ce un effet purement mécanique : on ne peut que faire des hypothèses.

On remarque enfin dans certaines cellules-géantes, de gros noyaux hypertrophiés à contour régulier, lisse, sans lobes ni incisures qui montrent du fait de leur isolement, ce que peut donner l'hypertrophie s'appliquant à un seul noyau. On se rend bien compte alors que l'on est loin de la taille des "noyaux complexes" gigantesques décrits ci-dessus.

L'observation de la structure intime de ces noyaux gallaires, leur comparaison avec le noyau normal amènent aux constatations suivantes: en gros, les chromocentres paraissent aussi nombreux dans les deux types de noyaux; le nombre de nucléoles reste sans changement et les chromocentres qui accompagnent cet organe sont en nombre équivalent, mais plus gros; en définitive c'est une hypertrophie des éléments chromatiques que l'on constate, visible surtout dans les plages chromocentriques plus larges, étirées parfois comme des chromosomes à bords irréguliers et quelquefois d'apparence réticulée; il y a eu synthèse chromatique et partant polyploidie du noyau. Cette synthèse est d'ordre intranucléaire et ne semble pas due à des mitoses anormales; des figures de division ont été vues, en effet, dans des stades jeunes, tout autour de la région antérieure du parasite principalement; les cellules se multiplient par caryocinèses banales et tous les stades sont représentés; le guseau est présent. On aperçoit également des métaphases plus grandes correspondant aux noyaux tétraploïdes et qui se déroulent normalement. L'augmentation du volume nucléaire et de la masse de chromatine ne peut donc s'expliquer que par une action hypertrophiante directe du parasite; action qui s'exerce très tôt, puisque dans les stades vermiformes au début du cycle du Nématode, s'observent déjà, comme on l'a dit, de grandes cellules avec un petit nombre de gros noyaux. On peut encore admettre que cette hypertrophie est due à la sécrétion par le parasite d'une substance hypothétique qui diffuse dans les cellules et entraîne le gonflement

du noyau, consécutif à la synthèse de chromatine. Nemec admet d'ailleurs cette même hypothèse; il écrit que le Ver sécréterait une substance qui exciterait les cellules, provoquerait la formation d'un abondant cytoplasme et la dissolution des membranes.

En résumé les cellules-géantes possèdent de nombreux noyaux hypertrophiés, soit isolés soit agglomérés; ces noyaux peuvent montrer un type de structure voisin du type normal ou au contraire un type particulier " squelettique ". Cette dernière forme pourrait correspondre à un état physiologique particulier de la cécidie, en rapport avec un certain stade du développement du nématode.

L'hypertrophie nucléaire n'est pas en soi un phénomène bien particulier à cette cécidie; quantité d'autres exemples ont été observés dans les galles précédentes, mais les noyaux ainsi hypertrophiés, plongés dans une grande masse de cytoplasme entretiennent dans la cellule un métabolisme plus intense. Ces noyaux, au rôle actif, sont les noyaux du premier type, d'apparence normale et remplis de suc nucléaire. Le parasite poursuit son cycle vital, se nourrit aux dépens des cellules-géantes qui sont, comme on a pu le constater, formées rapidement. Par la suite la chromatine joue un rôle trophique, le suc nucléaire exsude à l'extérieur et les noyaux prennent cet aspect clair, transparent, décrit plus haut qui serait, de toute façon, un stade vers la mort si ce n'est la mort elle-même. Il semble d'ailleurs que ces noyaux s'observent dans des stades âgés et dans des cellules déjà appauvries en cytoplasme.

Le nombre élevé de noyaux dans ces cellules-géantes permet d'appuyer l'hypothèse de l'origine multiple de ces cellules. S'il y avait eu une seule cellule au départ on n'aurait pu avoir les aspects décrits ci-dessus: il y a, en effet, trop de noyaux dans ces cellules pour admettre une fragmentation; par ailleurs la fragmentation d'un noyau unique aboutit à des éléments de toutes sortes de grosseurs, ce qui n'est pas le cas ici. Enfin la présence, dans certaines cellules-géantes, d'un petit nombre de noyaux particulièrement gros mais à contours réguliers permet de se rendre compte du degré d'hypertrophie que peut atteindre un seul noyau (PL.XIII fig.14 : nématocécidie suivante) et oblige à admettre l'origine plurinucléaire des " noyaux complexes " que peuvent renfermer quelques-unes des cellules-géantes. Ce qui ne veut pas dire que certains noyaux ne puissent se fragmenter, ce doit être le cas pour quelques-uns d'entre eux particulièrement lobés.

3° Les cellules avoisinantes.

Le Nématode, par sa partie antérieure, est, comme on l'a vu, au contact des cellules-géantes, mais par le reste du corps touche à d'autres cellules qui appartiennent à l'écorce et se montrent d'ailleurs plus ou moins riches en amidon. Ces cellules s'hypertrophient d'une façon plus ou moins marquée, mais cependant limitée, peuvent se diviser mais probablement peu, et montrent un aspect désordonné; on peut observer cette hypertrophie au niveau du parasite et dans les quelques coupes voisines. Le noyau ne paraît pas subir de modifications. On peut se demander pourquoi ces cel-

ules sont demeurées intactes. Il est permis de penser que la substance lysante émise par le parasite tend à perdre de son efficacité en s'éloignant du lieu d'émission ou bien que la quantité de cette même substance étant limitée, n'atteint, de ce fait, qu'un nombre réduit de cellules, laissant les autres intactes. Par ailleurs la formation d'une membrane épaisse peut empêcher plus ou moins la diffusion ultérieure de cette substance.

4° les éléments conducteurs.

A côté du xylème qualifié de normal par suite de la disposition régulière, rayonnante des vaisseaux et du parenchyme ligneux, se place un tissu lignifié constitué de cellules néoformées. Ce sont des éléments encore courts, non réguliers, assez larges, se rattachant souvent à angles aigus, dont l'ornementation lignifiée est du type rayé. La coupe transversale, nette à cet égard, montre que considérés dans leur ensemble ils convergent vers les cellules géantes. En coupe longitudinale celles-ci sont enserrées dans un réseau dense de ces éléments lignifiés courts et ramassés, eux-mêmes parfois au contact direct du parasite.

Cet ensemble d'éléments conducteurs paraît concourir vers un seul but : l'apport de matières nutritives vers les cellules-géantes; vastes laboratoires de dégradations et de synthèses, au métabolisme exacerbé, qui livreraient au parasite une nourriture toute prête. La fonction des cellules-géantes expliquerait la formation et la disposition des éléments vasculaires néoformés.

4° RESUME.

De l'étude de ces nodosités, si particulières à tant d'égards, on peut dire:

- que le parasite reste localisé généralement dans l'écorce.
- qu'il provoque, principalement dans sa région antérieure, une hyperplasie cellulaire, suivie d'une lyse des membranes et accompagnée d'une hypertrophie nucléaire et cellulaire.
- qu'il y a consécutivement formation de cellules-géantes, plurinuclées.
- que ces cellules-géantes présentent des noyaux que l'on peut, du point de vue structural, diviser en trois types.
- que ces trois types ne sont que des termes d'une seule évolution, symboles de l'activité cellulaire et du passage de celle-ci à la mort.
- qu'il y a néo-formation d'éléments vasculaires qui, par leur disposition, dirigent les matières nutritives vers les cellules-géantes.
- enfin que celles-ci sont des laboratoires de dégradation et de synthèse qui livreront au parasite sa nourriture. Elles sont l'homologue du tissu nourricier des loges d'Hyménoptères.

II. - NEMATOCÉCIDIE de SPINACIA OLERACEA L.

La deuxième nématocécidie a été récoltée sur *Spinacia oleracea* L. (Chénopodiacées) au voisinage des pieds de *Cannabis sativa* L.

I° GENERALITES .

Ces cécidies, étant morphologiquement semblables à celles du *Cannabis sativa*, ne seront pas décrites à nouveau ici.

Les coupes, aux aspects identiques à ceux décrits précédemment, révèlent un parasite en forme d'outre, occupant la région corticale, et dont l'extrémité antérieure est entourée d'un certain nombre de cellules extrêmement grandes, très développées: les cellules-géantes; ces cellules renferment de gros noyaux, isolés ou agglomérés et formant alors un noyau complexe; elles sont riches en cytoplasme, celui-ci étant le plus souvent creusé de vacuoles de dimensions variables. Tout ceci rappelle les observations faites pour la nématocécidie précédente.

2° ETUDE DE LA CECIDIE .

On reprendra le plan d'étude précédent mais en s'intéressant seulement à ce qu'apporte de nouveau cet échantillon. On laissera de côté l'étude des cellules avoisinantes et des éléments conducteurs qui ne montrent pas de modifications particulières.

a) les cellules-géantes.

Dans les stades jeunes, où le Nématode montre encore un aspect vermiforme (PL XIII fig. I) des cellules-géantes sont déjà là, mais de taille réduite relativement, et encore entourées de petites cellules aux noyaux égaux déjà ou même supérieurs en dimensions aux noyaux normaux; certaines de ces cellules sont ouvertes, comme on le voit souvent à la périphérie des cellules-géantes. Les petites cellules, très nombreuses, se disposent plus ou moins bien en rangées de 4 à 5 cellules montrant un cloisonnement récent. Ce tissu néoformé montre des figures de mitose. On observe des prophases, des anaphases, des chromosomes clivés en chromatides dans le noyau prophasique, également l'ébauche de la future membrane dans le fuseau, à l'emplacement de la plaque équatoriale. Les figures mitotiques, observées au voisinage du parasite, sont donc normales et ne montrent que des stades bien connus. La présence du parasite provoque de nombreuses multiplications cellulaires par mitoses normales.

Le passage à la cellule-géante, qui présente dans l'ensemble les mêmes caractères que celle du *Cannabis*, se ferait ensuite par lyse des membranes, processus qu'accompagne l'hypertrophie nucléaire; en même temps se produit l'épaississement de la membrane propre à la cellule géante, dont la surface devient irrégulière, verruqueuse.

b) l'appareil nucléaire.

L'appareil nucléaire présente de grandes ressemblances avec celui des cellules-géantes de *Cannabis sativa*, mais quelques faits nouveaux ont été observés.

Le noyau quiescent normal (PL XIII fig.2) , au contour régulier, présente un réticulum plus marqué que celui de *Cannabis sativa* ; sur ce réticulum s'aperçoivent de grandes plages de chromatine, très foncées au Feulgen, dans lesquelles on peut distinguer parfois des sortes de boutonnières, ou qui peuvent même présenter un aspect réticulé. Le nucléole, entouré d'une faible auréole périnucléolaire, au voisinage d'un de ces chromocentres ; il est d'assez faible taille et paraît souvent homogène. Le suc nucléaire est très nettement rosé.

Les noyaux des cellules-géantes, de contour plus irrégulier, sont hypertrophiés à un degré qui paraît encore plus élevé que dans la nématocécidie précédente; les figures (5,6,7,8 PL.XIII) montrent jusqu'à quel point cette hypertrophie peut se développer. Leur structure rappelle celle du noyau normal, mais est amplifiée. Le réseau, plus développé, devient parfois très apparent, selon la région du noyau où on l'observe; les plages chromocentriques, aux bords irréguliers, se sont elles-aussi, accrues en dimensions et l'on y retrouve le réticulum habituel, d'ailleurs plus visible; le suc nucléaire est d'un rose très net. Ces noyaux isolés, nombreux, qui gardent la structure ordinaire semi-réticulée de leur espèce mais amplifiée, se répartissent dans la cellule au milieu d'un cytoplasme abondant, et sont parfois coincés entre des vacuoles plus ou moins grandes, dont ils épousent alors les formes. Tous n'ont cependant pas la même structure et l'on retrouve des types nucléaires analogues à ceux observés dans les cellules-géantes de *Cannabis*, en particulier ce noyau réduit à son squelette chromatinien et comme vidé de son suc nucléaire; mais en fait beaucoup plus rarement (PL.XIII fig.9,10,11,12).

L'hypertrophie atteint son maximum (PL.XIII fig. 14) dans certains noyaux alors peu nombreux par cellule-géante: ils y sont seuls ou accompagnés de noyaux moins hypertrophiés, analogues à ceux décrits ci-dessus. Leur taille est énorme, mais elle est loin d'atteindre celle des " noyaux complexes ", formés d'ailleurs par un autre processus et auxquels ils s'opposent aussi par la régularité de leur contour .

Les "noyaux complexes ", formés de l'agglomération d'un grand nombre de noyaux hypertrophiés, prennent l'apparence d'un noyau unique; la présence de lobes contribue comme toujours à compliquer cet ensemble et par ailleurs il n'est pas interdit de penser que certains noyaux peuvent s'allonger par compression et même se fragmenter.

Dans ce "noyau complexe " les aspects sont divers suivant les régions envisagées (PL.XIII fig.15); au centre, les divers noyaux tendent à se confondre, à s'agglomérer et l'on distingue mal parfois les limites de chacun d'eux; dans certaines zones externes s'observe une évolution marquée de la chromatine vers la pycnose, tandis que dans d'autres le réseau se déchire ou s'affaiblit; autour des nucléoles les auréoles périnucléolaires sont très marquées; enfin

d'autres noyaux élémentaires de ce " noyau complexe " présentent comme une désintégration de leur contenu. Celui-ci disparaît presque complètement: il n'y a plus de nucléole - sauf dans quelques noyaux où il persiste presque jusqu'à la fin - plus de suc nucléaire, plus de chromocentres énormes, plus de réseau, mais seulement une ligne rosée qui correspond à son ancienne limite et indique son emplacement. En observant de très près, on peut trouver à l'intérieur de cette limite quelques restes du réseau, quelques traces plus colorées de chromatine mais en réalité peu de chose. Le noyau s'est en quelque sorte désintégré. Il y a là un aspect très curieux qui est probablement en relation avec un phénomène trophique: la chromatine servant de matière nutritive comme cela arrive quelquefois. Le cytoplasme de ces cellules est souvent fortement vacuolisé ou réduit; dans un cas même il n'en restait qu'autour du noyau. Il semble qu'on puisse dire de ces formes d'agglomération qu'elles sont des formes pré-mortelles, subléthales; d'ailleurs quand dans un groupe de cellules-géantes, les unes renferment des noyaux isolés et les autres des noyaux complexes, seuls ces derniers montrent des figures de désintégration.

Le nucléole, dans tous les noyaux, présente des phénomènes analogues d'hypertrophie. Il est volumineux et dans ce cas généralement unique, ou encore de taille voisine de la normale: on observe alors jusqu'à quatre nucléoles par noyau. Ces nucléoles arrondis ou allongés possèdent un contour régulier et peuvent être d'apparence homogène, entièrement colorés en vert; mais le plus souvent ils apparaissent hétérogènes et présentent soit des inclusions soit des régions différemment colorées.

C'est ainsi que l'un d'eux (PL.XIII fig.8b) sera décrit de la manière suivante: à la limite une zone périphérique étroite, colorée nettement en vert sombre, cernant une seconde zone plus large gris rosé, entourant à son tour un fin anneau vert sombre; enfin le centre est une sorte de cercle vert clair; il y a de plus dans la seconde zone des inclusions non chromophiles. D'autres nucléoles géants sont à eux seuls plus grands que certains noyaux voisins; l'un d'eux d'une teinte verte uniforme, était bourré d'inclusions non chromophiles brillantes; sa partie inférieure paraissait perforée d'une vaste ouverture arrondie encerclée d'un trait vert plus vif; en recherchant dans les coupes voisines ce même nucléole, on se rend compte qu'il s'agit en réalité d'une cavité; ce nucléole présente donc une cavité interne dont il est difficile de dire qu'elle contenait une substance quelconque. Un autre nucléole de grande taille, montrait aussi un de ces creux mais beaucoup plus réduit et portait, de plus, des plages gris rosé, disséminées au milieu du vert homogène colorant l'ensemble du nucléole; il possédait aussi un certain nombre d'inclusions non chromophiles.

Il reste enfin à signaler le grand nombre de nucléoles que renferment ces noyaux complexes (comme ceux du Canna-bis sativa d'ailleurs). Pour avoir une idée approximative de leur nombre, dans un noyau complexe d'environ 225-250 microns d'épaisseur, on les a comptés d'abord sur une coupe, soit 42 nucléoles; pour les

30 coupes qui se partagent le noyau : 1200 nucléoles environ. Si l'on admet que le noyau hypertrophié renferme environ 4 nucléoles, chiffre élevé mais qu'il est nécessaire de forcer car des nucléoles se partagent entre plusieurs coupes, on peut conclure qu'environ 300 noyaux élémentaires participent à sa formation : un chiffre énorme pour ce "noyau" qui est, il faut le reconnaître, gigantesque (environ 1/4 de mm d'épaisseur).

c) le chondriome

Dans les cellules-géantes le chondriome (PL.XIII fig. 16 et 17) répandu dans toutes les régions cytoplasmiques, est très dense; il se présente essentiellement sous forme de granulations de différentes tailles, extrêmement nombreuses, et quelquefois d'éléments très courts. La plupart de ces mitochondries sont isolées mais d'autres, au contraire, sont groupées en chainettes ou en chapelets; il semble, dans ce cas, qu'on puisse quelquefois apercevoir des tractus réunissant ces éléments granuleux en une sorte de chondriomite. A côté de ces mitochondries se remarquent des éléments filamenteux, le plus souvent renflés à une extrémité qui sont des protéoplastes (PL.XIII fig. 17); en particulier la réaction de Millon donne à leur niveau la réaction rougeâtre des protéines. Il existe enfin d'autres éléments filamenteux mais grêles, plus rares et qui paraissent être de futurs protéoplastes. Les protéoplastes sont abondants dans les cellules entièrement remplies de cytoplasme (cellules en activité marquée); ils se raréfient par contre dans les cellules qui, vidées en partie de leur contenu, sont des cellules à vitalité amoindrie. Leur présence est évidemment signe d'activité. D'autres types de plastes n'ont pas été trouvés dans ces cellules-géantes sauf une fois où il s'agissait probablement d'un amyloplaste non encore modifié. Il doit, se produire, au moment de la multiplication des cellules, une transformation des amyloplastés en protéoplastes. En résumé ces cellules-géantes renferment un chondriome abondant comprenant des protéoplastes.

Les cellules-géantes renferment, en outre, des éléments très curieux par leur forme. A première vue il s'agit de deux lignes parallèles entre elles, très régulières, colorées en brun noirâtre par l'hématoxyline, qui traversent la cellule géante sur un faible trajet soit en ligne droite, soit en s'incurvant (PL.XIII fig. 16, 19). Ces deux lignes noirâtres, séparées par une bande d'un gris différent de celui du cytoplasme, sont parfois assez épaisses et à surface irrégulière, mammelonnées (PL.XIII fig. 20), mais le plus souvent restent grêles; leur longueur est variable, mais elles ne se retrouvent, en général, que dans une ou deux coupes: ce sont donc des éléments courts; elles ne paraissent pas se rattacher à la membrane et leur entourage de mitochondries et de protéoplastes ne présente rien de particulier. Ces éléments ne sont pas présents d'une manière constante dans la cellule; ils manquent souvent. Il est difficile de préciser leur origine; cependant des formations un peu semblables se retrouvent dans les cellules du liège de la nématocéciaie suivante. Nous en reparlerons à cette occasion mais il est permis de penser que l'on a affaire à

des formations ergastoplasmiques ou à des restes de membrane. On ne peut que formuler des hypothèses à leur sujet.

Le chondriome des cellules voisines du parasite, en dehors des cellules-géantes, est également intéressant. On y retrouve des mitochondries, semblables à celles des cellules-géantes auxquelles viennent s'ajouter des batonnets généralement courts et surtout des amyloplastes. Ces derniers sont arrondis, on pourrait dire parfaitement circulaires, et très nombreux; il y a donc synthèse très active de l'amidon dans cette région. Les cellules-géantes utilisent probablement ces réserves glucidiques. Il est normal de penser que ces cellules sont d'origine corticale profonde ou endodermique car on trouve normalement dans cette région beaucoup de plastes à amidon. Les cellules voisines, pauvres en cytoplasme d'ailleurs, sont dépourvues de plastes amylogènes; leur chondriome réduit ne montre que des grains ou des batonnets. Enfin les cellules lignifiées néo-formées renferment un chondriome à peu près uniquement représenté par des batonnets, les mitochondries ayant pratiquement disparu. A noter que le chondriome normal est le plus souvent représenté par des batonnets.

En résumé il semble que c'est sous la forme mitochondrie que le chondriome est le plus actif puisque les cellules-géantes, vastes laboratoires de synthèses, en sont abondamment pourvues; ceci est corroboré par le grand nombre de protéoplastes présents dans ces mêmes cellules. La cellule-géante, comme on l'a dit, fournit au parasite les substances qui lui sont nécessaires et par voie de conséquence, son métabolisme est augmenté. Il est, d'ailleurs, non seulement augmenté mais aussi dévié car, normalement la production de protéines par des protéoplastes est nulle ou n'atteint pas, dans ces racines, une pareille ampleur. Les aliments amenés par les vaisseaux néo-formés - jouant probablement aussi un rôle de soutien autour du parasite - sont transformés dans les cellules-géantes puis absorbés par le parasite. Le chondriome est témoin de cette activité cellulaire.

3° RÉSUMÉ

En résumé cette nématocécidie tout en présentant de grandes analogies avec la précédente montre un certain nombre de faits supplémentaires intéressants. Il est curieux de constater le comportement un peu différent des noyaux semi-réticulés de *Cannabis* et de *Spinacia* vis à vis du Nématode. Dans des cécidies comparables, à la fin de leur évolution, chez le premier s'observent des noyaux à "squelette chromatique", tandis que le second montre des aspects plus avancés d'altération (noyaux désintégrés); de plus, chez ce dernier, l'hypertrophie considérée en général, la tendance à la pycnose et à la fusion nucléaire dans les "noyaux complexes" sont plus accentuées. Les parasites étant les mêmes puisque les échantillons proviennent d'un même sol, il semble que les comportements différents observés soient dépendants des noyaux, ce qui montrerait un autre exemple d'hétérogénéité nucléaire.

III.- NEMATOCÉCIDIE de DATISCA CANNABINA L.

Un troisième exemple de cécidie provoquée par un Nématode sera donné par le *Datisca cannabina* L. (Datisacées). Les échantillons, la plupart d'un stade avancé, proviennent de l'Ecole de Botanique du Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

1° DESCRIPTION DE LA CÉCIDIE.

Ce sont des nématocécidies radiculaires de même allure que celles déjà décrites pour le Chanvre et l'Épinard: sortes de tumeurs à surface plus ou moins régulière, arrondies ou allongées, disposées sur le trajet de la racine ou à son extrémité.

Les coupes transversales offrent des aspects analogues à ceux des deux nématocécidies précédentes. On y retrouve le parasite qui garde son allure de gros sac ou d'outre, et disposées au voisinage de sa partie antérieure, les cellules-géantes, pourvues soit de noyaux isolés soit de "noyaux complexes" énormes. Il y a, dans tous les cas, nette hypertrophie nucléaire.

2° ÉTUDE DE LA NEMATOCÉCIDIE

La structure générale de cette nématocécidie étant identique aux deux précédentes, on décrira seulement l'appareil nucléaire, le cytoplasme et le chondriome de la cellule-géante.

a) l'appareil nucléaire

Le noyau normal de *Datisca cannabina* L. est du type euchromocentrique (PL.XIV fig.I). L'observation montre, en effet, dans ce noyau le plus souvent à contour arrondi, un certain nombre de grains de chromatine de taille variable, très nettement colorés en rouge violacé par le Feulgen: ce sont les euchromocentres; la plupart semblent répartis à la surface du noyau mais deux ou trois touchent au nucléole, unique et de petite taille; leur nombre paraît voisin de vingt ($2n=22$). Le suc nucléaire est à peine coloré. Il faut noter que la structure aréticulée du noyau ne semble pas parfaite; on voit, en effet, des tractus plus ou moins légers relier des euchromocentres entre eux; néanmoins, ces filaments sont si rares et si fins que le noyau est bien nettement aréticulé; ils peuvent d'ailleurs dans ces noyaux âgés, correspondre à un artéfact.

On a déjà dit que les cellules-géantes renfermaient soit des noyaux isolés soit des noyaux complexes: il n'y a donc rien de changé par rapport aux nématocécidies précédentes; par contre l'ensemble nucléaire va montrer une structure aréticulée analogue au noyau normal et c'est en cela que cette nématocécidie mérite d'être décrite.

1°- Les noyaux isolés montrent évidemment la structure aréticulée caractéristique du noyau normal, mais amplifiée. Ces noyaux sont hypertrophiés et leurs dimensions se sont accrues dans de fortes

proportions. Les euchromocentres y sont plus nombreux et, si certains montrent des dimensions normales, d'autres, au contraire, ont augmenté de volume. En fait l'hypertrophie doit être générale pour tous ces organites. Ils sont, dans le noyau normal, de taille variable; par suite les plus petits d'entre eux peuvent acquérir des dimensions analogues aux chromocentres les plus gros du noyau normal tandis que ces derniers deviennent volumineux. Mais, fait intéressant, les tractus qui réunissent ces chromocentres deviennent ici plus marqués; on peut les suivre plus distinctement et certains d'entre eux semblent même ne relier aucun chromocentre. L'observation de ce noyau met en évidence deux faits: d'abord l'augmentation du nombre des euchromocentres et même de leurs dimensions, ensuite la plus grande visibilité d'un réseau sous-jacent, peu ou pas marqué dans le noyau normal; peut-être ne s'agit-il pas d'un véritable réseau mais encore, dans ces noyaux pathologiques, d'un artéfact dû au suc nucléaire; la coloration est d'ailleurs pâle.

Le nombre de chromocentres a été ensuite évalué; la section du noyau représentée dans la figure 2 PL.XIV renferme 36 chromocentres; elle est précédée par une coupe au moins aussi riche et suivie par deux fragments de coupe plus pauvres en euchromocentres, qui donnent au total environ 120 chromocentres. Si le noyau normal renferme environ 20 euchromocentres visibles ($2n=22$) on a un noyau égal à $5 \times 2n$ c'est-à-dire décaploïde. C'est donc une polyploïdie très marquée.

2° - Les "noyaux complexes" des cellules-géantes présentent des aspects identiques. Dans ces masses nucléaires énormes dues à l'accumulation de noyaux plus ou moins lobés et incisés, paraissant plus hypertrophiés encore que ceux des deux autres nématocécidies, le nombre de chromocentres est extrêmement élevé et leurs dimensions parfois très grandes. Les filaments apparaissent nettement par endroits, réunis en un réticulum incomplet ou isolé, zigzagants, et reliant d'une manière imparfaite les euchromocentres.

Les nucléoles sont nombreux et surtout très hypertrophiés. Ils atteignent parfois comme dans *Spinacia* les dimensions d'un noyau normal. Comme d'habitude ils montrent des cavernes nucléolaires et sont au contact de chromocentres parfois très nombreux, indice d'une certaine polyploïdie.

Ces "noyaux complexes" sont, par ailleurs, très transparents et chez quelques-uns on retrouve les mêmes phénomènes de désintégration déjà observés dans le Chanvre, et tout aussi curieux.

Pour déterminer le degré de polyploïdie de quelques-uns de ces noyaux on a procédé de la façon suivante. On a, d'abord, dans une grande section du noyau, dénombré le nombre total de chromocentres; soit dans un premier cas 250; puis compté le nombre de coupes faites pour ce même noyau, ici neuf (épaisseur du noyau : $9 \times 7,5$ microns = 67,5 microns). Le nombre de chromocentres qui s'élevait à 250 pour la coupe centrale a été ramené à 200 pour faire une moyenne, puis multiplié par le nombre de coupes. On obtient comme total

le nombre approché de chromocentres soit : $200 \times 9 = 1.800$. Le nombre normal de chromocentres étant environ de 20 pour $2n=22$, ce noyau contient 90 fois plus de chromocentres; son stock chromosomique s'élève donc à 90 fois $2n$ soit 180 n. Dans un autre noyau complexe (PL.XIV fig.3) dont une coupe renferme environ 300 chromocentres pour les 12 coupes on obtient le total approché de $300 \times 12 = 3.600$ soit 360n. Ces deux " noyaux complexes " sont donc hautement polyploïdes, mais en réalité il s'agit d'un conglomérat de noyaux eux-mêmes polyploïdes (comme on l'a montré plus haut pour le noyau isolé). Il y rentrerait alors, si l'on sait que le nombre de chromocentres avoisine cent dans le noyau hypertrophié isolé, de 16 à 36 noyaux; nombre plus faible que pour l'exemple de *Spinacia* mais qui paraît vraisemblable car dans la nématocécidie précédente le noyau complexe cité était beaucoup plus volumineux et se répartissait entre 30 coupes; par ailleurs ce chiffre est probablement faible car la polyploïdie est variable et n'atteint pas toujours le degré indiqué (une centaine de chromocentres) qui paraît même être un maximum; enfin dans certaines cellules-géantes on observe, non pas un mais deux, trois " noyaux complexes " : le nombre de noyaux contenus dans une cellule peut donc être très élevé.

Les figures de mitose sont, comme toujours, absentes dans ces cellules-géantes, mais il n'en est pas de même autour d'elles, au voisinage de la tête du parasite. Elles sont alors absolument normales et le fuseau est nettement visible; le mécanisme n'est en rien déréglé. Ces figures de mitose montrent que le parasite ne provoque que des multiplications banales, qu'il n'apporte aucune substance mitoclasique. Le noyau des cellules-géantes n'est dû qu'à un phénomène d'hypertrophie et non à une perturbation mitotique. Les cellules-géantes résultent donc, ici aussi, de la coalescence de cellules qui pourront s'hypertrophier et dont les membranes intermédiaires sont appelées à se lyser. Cette hypertrophie semble précéder la fusion des cellules.

b) le cytoplasme

Le cytoplasme de la cellule-géante apparaît très grumeleux du fait de la présence de fines vacuoles arrondies, et se colore en un vert très particulier : il ne s'agit plus du vert franc donné habituellement par le vert lumière, mais d'un vert tirant sur le jaunâtre. Cette couleur est bien particulière au cytoplasme car les nucléoles gardent leur coloration verte habituelle. Il en est de même d'ailleurs de tout le reste de la coupe : les cellules normales ont une teinte cytoplasmique identique.

Enfin l'observation de ces coupes montre que le parasite est logé dans l'écorce; à son contact les cellules sont plus nombreuses et plus grandes (hyperplasie et hypertrophie). On reconnaît le cylindre central avec ses éléments conducteurs disposés de part et d'autre de la zone génératrice mais ce cylindre central est déformé par les cellules-géantes qu'il coiffe latéralement : celles-ci sont donc placées entre lui et l'écorce. Elles tirent donc leur origine de la zone limite : assises corticales profondes, endoderme, et région péricyclique.

c) le chondriome

L'observation au faible grossissement d'une coupe transversale de la racine permet de distinguer par leur couleur trois régions:

Dans la première région, la plus externe, qui correspond aux formations secondaires subérifiées les cellules sont claires et pauvres en cytoplasme. Leur chondriome peu riche, peu visible, semble granuleux; mais en plus s'observent des éléments très curieux, non présents dans toutes les cellules et peu nombreux dans les cellules qui les possèdent. (PL. XIV fig. 4 à 7). Ce sont des filaments allongés, épais, d'aspect rigide, deux à deux parallèles ou des sortes de raquettes dont le manche est formé de deux traits noirs séparés par une zone claire; ce manche parfois très long et fragmenté en plusieurs tronçons peut atteindre six à sept fois les dimensions de la région spatulée; d'autres fois ce sont des formes en huit dont le bord, parfaitement noir, laisse dans les boucles un espace incolore. Ces éléments rappellent ceux vus dans les cellules-géantes des autres nématocécidies, mais à l'opposé de ces dernières on ne les observe pas dans les cellules-géantes mais seulement dans les cellules les plus externes de la nodosité. Au microscope polarisant ces éléments ne montrent pas de biréfringence. L'origine de pareilles formations est difficilement explicable; elles font penser à des figures ergastoplasmiques.

La deuxième région entoure complètement les cellules-géantes en dehors des éléments lignifiés - et comprend les cellules corticales de forme banale, qui possèdent un chondriome peu dense, bacilliforme ou granuleux, les grains étant plus rares que les bâtonnets. Ce chondriome se rapproche du chondriome normal qui paraît être formé surtout de bâtonnets. En outre de nombreux et très gros grains d'amidon remplissent la cellule; ils sont simples ou semi-composés, à hile allongé ou étoilé, à stries concentriques très visibles et de grande taille. Les grains d'amidon présentent le phénomène de la croix-noire. Cette région particulièrement riche en amidon se continue dans la racine normale et tranche tout aussi nettement qu'au niveau de la cécidie. D'autres cellules placées au contact des cellules-géantes et peu nombreuses sont dépourvues de ces gros grains d'amidon mais possèdent à côté d'un chondriome mélangé, dont les chondriocontes sont plus filamenteux que dans les autres cellules gallaires, quelques amyloplastes de petite taille.

La dernière région comprend seulement les cellules-géantes. Leur chondriome très dense, se présente sous l'apparence de grains fins et extrêmement nombreux, éparpillés dans le cytoplasme abondant qui garnit toute la cellule et qui est lui-même creusé de nombreuses petites vacuoles. A côté de ces grains, rarement rapprochés en chapelets, on observe des bâtonnets courts droits ou incurvés, mais ces formes qui doivent correspondre aux protéoplastes sont peu nombreuses.

Enfin on remarque, au milieu du cytoplasme dense,

de nombreux "corpuscules" de forme circulaire, réguliers, transparents et souvent entourés d'une nette auréole noirâtre. Nous avons pensé tout d'abord à des grains d'amidon, beaucoup plus petits que ceux des cellules voisines; cependant ils ne donnent pas en lumière polarisée le phénomène de la croix-noire et avec l'iode la coloration bleutée habituelle; d'autres réactifs ne fournissent que des résultats bien peu caractéristiques. Ces "corpuscules" paraissent être tout simplement des vacuoles de petite taille, très nombreuses et serrées. Le cerne qui les entoure peut être attribué à un début de formations ergastoplasmiques; d'ailleurs on retrouve, à la libération des embryons, dans le cytoplasme de la cellule-géante altérée, des figures nettes d'ergastoplasme.

Le chondriome est donc, dans les cellules-géantes de *Datisca*, comme dans celles des autres nématocécidies, du type granuleux; il montre par son extrême abondance leur grande activité.

On note enfin la présence de cellules tanifères dans le parenchyme cortical de la cécidie.

3° RESUME.

En résumé cette cécidie, dans laquelle on a pu évaluer approximativement la valeur chromosomique de quelques noyaux des cellules-géantes, a permis de retrouver les aspects caractéristiques des deux autres nématocécidies.

APERÇU GENERAL SUR LES NEMATOCÉCIDIES.

Ces nématocécidies se développent toutes sur les racines et présentent des formes qui rappellent les nodosités de Légumineuses, avec peut-être des contours plus arrondis ou des formes plus bombées.

Dans toutes on retrouve la même situation corticale du parasite et au voisinage de sa partie antérieure un nombre très limité de cellules gigantesques renfermant dans une masse de cytoplasme abondant, de nombreux noyaux; ceux-ci sont isolés ou bien juxtaposés en d'énormes masses nucléaires dans lesquelles ils peuvent fusionner; ce sont les "noyaux complexes"; il peut s'en trouver plusieurs dans chaque cellule-géante.

Les noyaux isolés qu'elles renferment sont hypertrophiés et cette hypertrophie se répercute dans les noyaux complexes. Les nucléoles présentent aussi un degré inattendu d'hypertrophie et ceci, d'après certains auteurs, est un signe d'activité intense de la cellule.

Le type nucléaire ne montre pas, dans la cellule en pleine activité, de grandes modifications : on reconnaît facilement à quelle catégorie appartient le noyau normal d'après le noyau gallaire

L'hypertrophie nucléaire ne paraît pas due à des mitoses anormales qui n'ont jamais été observées, mais seulement à une synthèse intranucléaire directe de chromatine qui peut atteindre, comme on l'a vu, un degré très élevé. Tout d'abord le réseau apparaît plus dense, plus marqué dans le noyau semi-réticulé tandis qu'il semble s'en dessiner un dans le noyau aréticulé. Il se pourrait bien, dans ce dernier cas, que ce ne soit là qu'un aspect particulier du fond nucléaire, obtenu dans ces noyaux âgés par la fixation; par ailleurs ces tractus sont si fins, si peu colorés, si pâles que l'on ne peut affirmer leur teinte rose (coloration au Feulgen). Quant aux chromocentres qui supportent l'essentiel de la synthèse intranucléaire de chromatine ils évoluent suivant deux processus:

- dans les noyaux semi-réticulés (Cannabis et Spinacia) la synthèse intranucléaire de chromatine aboutit à une augmentation des dimensions des chromocentres, sans modifier ou très peu leur nombre.

- dans les noyaux aréticulés (Datisca) les chromocentres s'hypertrophient relativement peu mais leur nombre augmente considérablement.

Quelque soit le processus employé la quantité de chromatine s'accroît d'une manière intense.

Toutefois cette structure nucléaire se modifie dans les cellules-géantes plus âgées; le noyau tend alors vers la déchromatinisation: il apparaît très clair, comme transparent et semble, en premier lieu, se vider de son suc nucléaire; seuls persistent des tractus porteurs de chromocentres moins nombreux ou réduits. Le noyau prend une allure "squelettique" vraiment particulière. Au-delà de ce stade la chromatine disparaît de l'intérieur du noyau; celui-ci complètement vide se distingue à peine sur le fond vert du cytoplasme; ces noyaux ont été dits "désintégrés". Ces aspects qui se retrouvent à des degrés divers dans toutes les nématocécidies indiquent une altération du noyau et semblent en rapport avec une utilisation trophique de la chromatine.

Le chondriome est partout granuleux et renferme des protéoplastes. Il semble que cette forme granuleuse représente, pour ces cellules, la forme la plus active du chondriome. Il est en tout cas abondant, répandu dans tout le cytoplasme lui-même creusé de vacuoles de tailles diverses et le plus souvent petites, qui lui confèrent un aspect spumeux.

Les cellules-géantes, riches en cytoplasme, sont l'équivalent des cellules nourricières des cécidies précédentes. Elles font également penser aux haustoriums antipodiaux des Composées, des Rubiacés, des Aracées, etc, formés des trois cellules antipodiales mais qui deviennent énormes avec de nombreux noyaux. Les cellules-géantes joueraient, vis-à-vis du Nématode, le même rôle que les haustoriums vis-à-vis du sac embryonnaire. Elles fournissent le Nématode en matériaux nutritifs comme le font les haustoriums aux cellules du sac embryonnaire en voie de développement.

Les modifications observées, et principalement la formation des cellules-géantes, sont dues au parasite. Sa présence entraîne l'hyperplasie des cellules placées au contact de son extrémité antérieure; les cellules se multiplient par mitoses normales, peuvent s'hypertrophier, et fusionnent enfin entre elles; il s'ensuit la création de cellules-géantes qui peuvent continuer pendant un certain temps à s'hypertrophier elles-mêmes. Leur membrane s'épaissit considérablement, mais des perforations permettent aux cellules-géantes de communiquer entre elles.

Il semble bien que le parasite agit par une sécrétion orale qui, au début, provoque une hyperplasie des cellules; à celle-ci succède une hypertrophie cellulaire et nucléaire en même temps qu'un phénomène nouveau se produit ici qui est la lyse des membranes; l'hypertrophie cellulaire et nucléaire peut se poursuivre au delà de la lyse des membranes. Ne peut-on voir, dans ces phénomènes, l'action d'une substance qui, à des concentrations différentes engendrerait des effets différents. Tout au début alors que la sécrétion est abondante les cellules se multiplient puis la concentration de cette substance diminuant l'action hypertrophiante entre en jeu. Un appui indirect est donné à cette hypothèse par l'hypertrophie des cellules corticales voisines de la partie basale du corps du parasite; éloignées de sa partie orale, elles ne peuvent recevoir, du fait de la distance, cette substance qu'à faible concentration, aussi s'hypertrophient-elles et ne se divisent-elles pratiquement pas. L'action lytique sur la membrane peut se superposer à l'action hypertrophiante ou faire intervenir une nouvelle substance; il est difficile de choisir entre ces deux hypothèses. En conclusion, nous pouvons dire que dans les exemples étudiés les réactions de la racine vis à vis du parasite sont remarquablement uniformes; nous retrouvons pour ces nématocécidies des hypothèses qui rappellent celles faites pour les zoocécidies d'Arthropodes.

PHYTOCECIDIES

Ces cécidies, dont l'agent causal est dans tous les cas un Végétal, seront partagées en deux groupes :

- 1° les mycocécidies : provoquées par des Champignons
- 2° les bactériocécidies : dues à des Bactéries.

CHAPITRE V

MYCOCECIDIES

Après l'exposé de quelques travaux antérieurs nous étudierons deux cas de parasitisme et nous terminerons par un aperçu général.

RESUME DES TRAVAUX ANTERIEURS

Il existe de nombreux traités de pathologie végétale qui décrivent les maladies causées par les Champignons : citons ceux de Franck, Sorauer, von Tubeuf, Frillieux et plus près de nous Delacroix et Maublanc, Marchal, G. et M. Arnaud, parmi bien d'autres. Mais le plus souvent, pour ne pas dire toujours, les cas décrits ne sont pas de véritables cécidies mais des maladies cryptogamiques pour lesquelles les détails cytologiques sont absents.

Parmi les mycocécidies ce sont surtout celles du *Synchytrium*, du *Plasmodiophora* dans lesquelles, on le sait, s'observent de grandes cellules hypertrophiées, qui ont été décrites. En dehors de ces types citons les tumeurs ligneuses produites par une *Ustilaginée* chez les *Eucalyptus* et décrite par Vuillemin en 1894. Pour cet auteur ce sont des nodosités, lisses ou crevaassées, qui siègent sur le collet et, en général, sur les parties basses de la plante. Il y a hyperplasie cambiale et la nodosité est en grande partie formée par des cellules ligneuses. Molliard (1895) s'intéresse également aux cécidies florales produites par les *Uredinées* et les *Ustilaginées*. Il en décrit un certain nombre et note par ex. " des changements très notables dans la constitution des cellules (forme, dimension, contenu) en dehors des modifications morphologiques comme la pétalodie des étamines ou la sépalodie des pétales. Il note par ex. pour *Viola*

syvestris attaqué par *Puccinia violae* une "hypertrophie des sépales et des pétales par hypertrophie de chacune des cellules et l'augmentation du nombre de ces cellules. Le noyau s'agrandit et peut se diviser sous l'action du parasite, son nucléole devient très gros".

Les cécidies étudiées par Gêneau de Lamarlière (1898) sont dues à divers *Roestelia* qui engendrent sur les feuilles, les pétioles ou la tige de l'hôte de fortes boursouflures logeant les écidiospores. Il y observe différentes modifications anatomiques (tissu protecteur peu ou mal développé, arrêt de la différenciation des éléments, etc) et signale une hypertrophie cellulaire des " tissus purement parenchymateux ". Il n'est nullement question de noyaux et de mitose. En 1905 le même auteur étudie les cécidies de *Gymnosporangium* (formes téléutosporiques des *Roestelia*) qui sont de taille et de forme extrêmement variable suivant leur âge (fusiformes, globuleuses, concentriques ou excentriques à la tige). Il observe une hypertrophie cellulaire des tissus parenchymateux (écorce par ex.) et note enfin pour toutes ces galles - comme pour celles des *Roestelia* - une analogie de structure.

Les ouvrages de Küster (1911 et 1913) s'intéressent également aux mycocécidies.

La thèse de Maresquelle, publiée en 1929, traite du parasitisme des Urédinées, et tout particulièrement des balais de Sorcière. Il constate dans la rouille du Buis provoquée par le *Puccinia Buxi*, une hypertrophie des cellules du limbe de la feuille sans hyperplasie ; dans d'autres exemples, l'hypertrophie s'accompagne d'hyperplasie, par exemple dans la rouille de *Puccinia coronata* sur l'Avoine. D'une façon générale le parasitisme entraîne l'hypertrophie localisée de l'organe au voisinage d'un mycelium important, et l'auteur signale que "l'organe hypertrophié est en même temps le lieu de fructification du Champignon; seules les feuilles sont épaissies, seules aussi elles portent les sores"; et ceci même quand l'envahissement est général. L'auteur ne s'intéresse pas à la structure nucléaire dans les régions atteintes.

Lemesle (1935) étudie des inflorescences de *Scabiosa succisa* L., parasitée par *Fusarium moniliforme* Sh. v. *anthophilum* (A. Br.) Wr. Les fleurs attaquées, cléistogames, renflées au sommet, atteignent une plus grande longueur et portent tout en haut des pustules saillantes d'une couleur jaune orangé. Il constate une hypertrophie de l'organe provoquée par l'augmentation de la taille des éléments (gigantisme cellulaire) et par la multiplication des cellules .

Melle Douchez étudie en 1942 l'agent de la galle poudreuse de la pomme de terre. L'auteur note que le parasite en pénétrant détruit les cellules corticales; le liber et le cambium envahis à leur tour s'hypertrophient et donnent un parenchyme compact indifférencié; mais les cellules cambiales plus éloignées s'hyperplasient par "action exercée à distance par le parasite". Küster, en

1943, publie un article sur la dégénérescence cellulosique du protoplasme dans les cellules qui hébergent des champignons; il admet que le dépôt de cellulose sur les filaments du parasite - ici *Ustilago zeae* - provient de la dégénérescence du protoplasma de l'hôte. Il semble, dit l'auteur, que des faits analogues se retrouvent dans d'autres cas d'infection par des Champignons intracellulaires (notés à *Actinomyces* de *Myrica*, infections à *Plasmodiophora*, à *Exoascus*, mycorrhizes des Orchidées).

Enfin Bose (1946) étudiant la feuille de vigne parasitée par le *Plasmopora viticola* observe une dégénérescence du noyau. Celui-ci se vide, se déforme, perd sa turgescence, tandis que sa membrane devient moins visible. Le nucléole finit par disparaître. A la fin de cette évolution "le noyau n'est plus qu'une masse informe, allongée, en partie vidée de son contenu, sur le pourtour de laquelle on distingue quelques légères trainées de chromatine". Il est intéressant de remarquer ici la ressemblance entre cette évolution dégénérative du noyau de la feuille de Vigne parasitée par *Plasmopora viticola* et celle que subit le noyau des cellules-géantes des galles de Nématodes.

ETUDE DE DEUX CAS DE PARASITISME PAR LES CHAMPIGNONS.

I.- MYCOCECIDIE du TAPHRINA AUREA (Pers.) Fries sur POPULUS NIGRA L.

Cette mycocécidie, recueillie sur la feuille d'un Peuplier noir (*Populus nigra* L. Salicacées), le long de l'Orge aux environs de Longpont (S. et O.) est due à l'action d'une Exoacée: *Taphrina auraea* (Pers.) Fries.

I° DESCRIPTION DE LA CECIDIE.

a) aspect morphologique

Sur la feuille du Peuplier parasité par *Taphrina auraea* (Pers.) Fries apparaissent de nombreuses pustules formant dôme vers la face supérieure, se creusant au contraire du côté inférieur du limbe. Ces cloques, au sommet arrondi, sont de taille différente, de profondeur variable et certaines d'entre elles, suffisamment grandes, peuvent recevoir l'extrémité d'un doigt. Au moment de la fructification la face inférieure de la déformation se recouvre d'une poussière jaune d'or, ce qui a valu au champignon son qualificatif spécifique.

b) en coupe

La coupe transversale d'une déformation en cloche montre que le soulèvement plus ou moins rapide du limbe est accompagné d'un épaississement graduel qui atteint son maximum dans la région centrale de la cécidie.

2° ETUDE ANATOMIQUE

a) le limbe normal

Le limbe normal a été déjà décrit dans l'hémiptéro-cécidie du *Rhinocola speciosa* Flor sur *Populus nigra* L.; il présente, entre les deux épidermes cutinisés, un parenchyme palissadique et un parenchyme lacuneux; une assise de cellules double de place en place l'épiderme inférieur et constitue une sorte d'hypoderme discontinu.

b) étude de la cécidie

Au niveau de la cécidie (PL.XV fig.I) l'épiderme supérieur ne se modifie guère: tout au plus ses cellules s'allongent-elles parallèlement au limbe; les cellules du parenchyme palissadique sous-jacent gardent leur forme typique mais s'agrandissent légèrement; il ne s'y adjoint pas de nouvelles assises cellulaires; ce parenchyme s'épaissit donc faiblement mais reste inchangé dans sa forme; enfin le parenchyme lacuneux fait place à un tissu de structure plus dense, constitué de cellules arrondies ou allongées perpendiculairement au limbe, séparées par des méats, quelquefois par des lacunes très réduites. Entre les deux parenchymes s'intercalent les éléments conducteurs peu modifiés.

L'épiderme inférieur montre des particularités plus intéressantes. Sous l'influence du Champignon qui forme ses asques entre la cuticule et les cellules épidermiques, celles-ci s'hypertrophient et surtout s'hyperplasient. Le cloisonnement est tel qu'il aboutit à la formation, dans la région centrale de la cécidie, de deux à quatre assises de cellules le plus souvent rectangulaires mais quelquefois quadrangulaires, nettement superposées en files perpendiculaires au limbe. Ces cellules s'hypertrophient également. On peut suivre, sur une coupe, le passage des cellules épidermiques normales aux cellules hyperplasiées; les cellules épidermiques s'hypertrophient d'abord légèrement puis se dédoublent; à ces deux assises viendra s'en ajouter une ou deux autres; en même temps les membranes cellulaires s'épaississent notablement par rapport aux membranes des cellules normales correspondantes. On remarque enfin à la limite supérieure de ce tissu particulier une assise - parfois doublée, parfois triplée - de cellules arrondies, d'assez grande taille, très distinctes car elles renferment souvent du tanin, alors que les autres cellules du limbe attaqué en sont dépourvues; il est possible de constater qu'elles prennent naissance à partir des cellules de l'assise hypodermique qui a été indiquée plus haut. Elles constituent avec les cellules néoformées engendrées par l'épiderme inférieur, le tissu gallaire proprement dit.

En résumé les cécidies causées par ce Champignon, quoique très visibles de l'extérieur, ne montrent dans leur structure intime que de faibles modifications. Elles se traduisent seulement par un remaniement très limité des tissus préexistants (puisque le parenchyme palissadique reste inchangé), par une hypertrophie générale et par une hyperplasie atteignant surtout l'épiderme inférieur et plus faiblement les autres parenchymes foliaires.

3° ETUDE CYTOLOGIQUE

Au point de vue caryologique les modifications apportées sont faibles. C'est partout le même noyau aréolé, avec un suc nucléaire rose pâle sur lequel apparaît un nucléole arrondi; ses dimensions, aussi bien dans les cellules du mésophylle foliaire normal que dans celles des parenchymes correspondants de la cécidie restent sensiblement les mêmes; en revanche dans les tissus particuliers formés à partir de l'épiderme inférieur et de l'hypoderme ils montrent une légère hypertrophie.

Dans les cellules du tissu gallaire d'origine épidermique le cytoplasme est dense, d'allure granuleuse et coloré en jaunâtre par l'hématoxyline; or les cellules épidermiques qui sont à l'origine de ce tissu sont pauvres en cytoplasme et ce dernier, de couleur grise, y est rejeté à la périphérie. Il y a donc eu enrichissement très net en matière vivante. Les autres cellules du limbe gallaire ne diffèrent pas des cellules correspondantes et possèdent sauf pour l'épiderme supérieur, de nombreux plastes. Dans les cellules hypodermiques normales se voient également des plastes; mais les cellules gallaires qui en dérivent en sont presque dépourvues; elles renferment, en revanche, du tanin.

Les modifications cytologiques sont légères et en relation avec la déformation gallaire peu poussée provoquée par le *Taphrina auraca*; elles se bornent à une légère hypertrophie des noyaux du tissu gallaire proprement dit, et à un enrichissement des mêmes cellules en matière vivante.

4° LE PARASITE

Dans les asques, les ascospores se multiplient et donnent des conidies-levures (1). Au Feulgen elles présentent en général, pour un asque donné, toutes le même aspect - au repos ou en division - et sont le plus souvent colorées en rouge violacé; ces spores sont des masses chromatiques violacées réunies par deux cordons également colorés placés en bordure, le centre restant peu coloré; dans d'autres cas la masse chromatique est réduite à un trait court, placé à l'équateur d'une partie plus importante en forme de fuseau; il s'agit probablement d'une métaphase; enfin il existe des figures anaphasiques dans lesquelles on peut distinguer deux masses chromatiques opposées sur un fuseau très allongé. Ces stades mitotiques n'aboutissent pas à la formation des ascospores vraies, car, à ce moment, l'asque est rempli de spores en voie de division et leur nombre est très élevé. L'asque est limité par une fine membrane et à son voisinage la cuticule se déforme et s'épaissit.

5° APERÇU SUR LA FORMATION DE LA CECIDIE

La localisation des asques, principalement dans la région centrale de la cécidie, explique la formation de celle-ci.

(1) d'après Gattmann.

L'épaississement du limbe, d'autant plus marqué que l'on se rapproche du milieu de la cécidie, entraîne, par suite de la rigidité du reste de la feuille formant socle, l'apparition d'un soulèvement, d'une pustule. On sait que cet épaississement est dû à une hypertrophie générale des cellules gallaires et à une hyperplasie qui se fait sentir surtout dans la zone centrale de la cécidie. Or c'est dans cette région que les asques sont les plus nombreux. Par suite on peut admettre que ceux-ci diffusent une substance qui agit, à la concentration initiale, en provoquant d'abord un effet hyperplasiant (les lacunes disparaissent dans le parenchyme lacuneux), puis, la concentration de la substance diminuant, un effet hypertrophiant; bien entendu du côté des asques où la substance est sécrétée, se maintient plus longtemps la concentration initiale, donc l'hyperplasie.

On peut penser que la substance est émise en faible quantité car l'effet hyperplasiant n'est pas intense; d'autre part l'action sur le noyau est pratiquement nulle. En outre l'action du parasite sur le parenchyme palissadique, comme d'ailleurs sur l'épiderme supérieur, est très faible puisqu'il ne peut provoquer sa transformation en parenchyme banal; son action dans ce cas est simplement hypertrophiante et seulement hypertrophiante, car ces cellules étant éloignées des asques par toute l'épaisseur du limbe la substance ne peut y parvenir qu'à faible concentration, ce qui correspond favorablement à l'hypothèse émise.

II.- ROUILLE de PUCCINIA MALVACEARUM Mont. sur MALVA ROTUNDIFOLIA L.

Cette rouille mycélienne, récoltée sur *Malva rotundifolia* L. ne présente, au point de vue cytologique, qu'un faible intérêt. Elle est visible extérieurement sous forme de nombreuses pustules jaunâtres ou jaune-orangé, de faibles dimensions, qui siègent sur la feuille ou les pétioles de la plante.

a) la coupe et le parasite.

La coupe longitudinale du pétiole, où elles ont été principalement étudiées, révèle que ces pustules groupent les téléutospores à deux probasides qui caractérisent le genre *Puccinia*, ici *Puccinia malvaceorum*. Dans le pétiole on peut voir le mycélium envahir le tissu sous-jacent, s'infiltrer entre les cellules, écarter celles-ci, former des boyaux denses qui se ramifient en s'éloignant, s'étalent et vont au loin rejoindre une autre pustule d'où sortent à nouveau d'autres téléutospores; ces travées sont parfois très larges et séparent nettement les assises cellulaires. Il y a aussi de véritables plages mycéliennes, larges espaces où vit le Champignon; enfin pour certaines feuilles on peut même parler de perforations : perforations qui sont, bien entendu, entièrement obstruées par les hyphes mycéliens.

b) étude de la rouille

Par comparaison avec le tissu normal les cellules

placées au contact des plages mycéliennes et au voisinage des pustules sont plus grandes; il y a donc une hypertrophie certaine de ces cellules; elles ne sont cependant pas plus riches en cytoplasme. L'étude du noyau - normalement du type aréolé, avec un petit nucléole - montre qu'il est sensiblement de même taille dans les cellules normales et les cellules voisines du parasite; il est même souvent plus petit dans ces dernières. Il semble que les cellules placées au contact du mycélium subissent d'abord une hypertrophie, mais que la multiplication des hyphes mycéliens empêche leur développement ultérieur; elles périssent étouffées ou écrasées et disparaissent même totalement dans certaines zones. Dans ces cellules le noyau est moins net et il semble que des tractus apparaissent qui réunissent les chromocentres. A côté se voient des noyaux rougeâtres, déformés, complètement altérés.

Dans les régions normales le chondriome, partout homogène, est granuleux; ces mitochondries, nombreuses, assez grosses, sont réparties le long des parois dans la couche cytoplasmique qui borde la cellule, ou dans les quelques trabécules cytoplasmiques qui la traversent; à ces mitochondries se trouvent mêlés des plastes relativement nombreux.

Du côté parasite les cellules placées au voisinage et au contact du mycélium, pauvres en cytoplasme, renferment des éléments mitochondriaux toujours granuleux mais plus rares. Leur nombre paraît plus élevé sur les membranes cellulaires placées perpendiculairement à la direction générale des filaments mycéliens que sur les autres membranes, parallèles aux mêmes filaments; enfin on retrouve des plastes mais plus aplatis que les plastes normaux. En définitive aucune particularité intéressant le chondriome n'est à signaler.

En résumé il y a peu de modifications cytologiques tout au plus une hypertrophie cellulaire.

APERÇU GENERAL

Le processus fondamental reste le même dans la mycocécidie étudiée: il y a hyperplasie et hypertrophie cellulaire, et ces deux actions se succèdent comme d'habitude. Il n'y a pas ici d'anomalies particulières et la structure de la galle est simple.

Quant à l'action parasitaire du *Puccinia malvacearum* elle s'exerce dans le sens de l'hypertrophie cellulaire, sans semble-t-il d'autres modifications intéressantes.

Toutefois cette étude n'est pas assez générale pour en tirer des conclusions certaines. Il semble que l'action des Champignons soit très variable; d'une part, leurs cécidies sont parfois diffruses et, d'autre part, les troubles apportés

peuvent atteindre un haut degré puisque des anomalies cytologiques s'observent dans certaines d'entre elles.

Nous reviendrons sur les mycocécidies au moment des conclusions terminant l'étude des cécidies.

CHAPITRE VI

BACTERIOCECIDIES

Ces cécidies ont pour agents vecteurs des Bactéries; nous en étudierons deux types qui sont : les nodosités radiculaires des Légumineuses et les tumeurs à *Phytophthora tumefaciens*.

I^o PARTIE

NODOSITES RADICULAIRES DES LEGUMINEUSES

HISTORIQUE .

Les nodosités des Légumineuses ont été décrites, pour la première fois semble-t-il, par Dalechamp dans son Histoire générale des Plantes (1615). Il observe sur des *Ornithopus perpusillus* " plusieurs racines esparses çà et là et chevelues, toutes garnies de bossettes comme de noeuds durs et ronds " (I) Elles retiennent l'attention de Malpighi qui les classe dans les galles, non sans réserves car il n'y observe pas de cavité gallaire ni d'ouverture correspondant à une pique d'insecte (I). Leur étude a donné lieu à des recherches d'ordre très divers qui ont porté sur leur morphologie, leur physiologie, leur rôle et leur origine; on trouvera sur ce sujet une bibliographie intéressante, parfois importante, dans les publications de Van Tieghem et Douliot (1888), de Vuillemin (1888) de P.A. Dangeard (1926) et aussi de M. Lechtova-Trnka (1931). Dans l'ensemble les travaux parus avant ceux de Dangeard se sont peu intéressés à la structure du noyau et à la mitose dans ces formations; mais la distinction entre chondriosomes et bactéries - par suite de la théorie de Portier sur les symbiotes - a dès 1919 fait l'objet d'un certain nombre de publications; on sait que leur indépendance a été démontrée par plusieurs auteurs (A. Lumière, Guillermond, Cowdry, Duesberg, Milovidov, etc.)

Des travaux antérieurs à celui de Dangeard nous citerons d'abord celui de Vuillemin (1888) qui renferme quelques renseignements d'ordre cytologique; d'après l'auteur la région de croissance de la nodosité (*Vicia hirsuta* par ex.) est formée de cellules à parois minces, dont le cytoplasme entremêlé de vacuoles, renferme un "noyau assez volumineux pour occuper longtemps le milieu de l'élément", les noyaux de cette région mesurent de 6 à 9 microns. Au centre de la nodosité se placent les "cellules spéciales dont la membrane se présente comme purement cellulosique, assez épaisse et fenêtrée.

(I) d'après M. Lechtova - Trnka

Le noyau se distingue par son volume qui atteint communément 18 microns et parfois jusqu'à 25 microns dans sa plus grande dimension". Il n'est cependant pas question de mitose

Fred (1908), d'après L. Wipf, note que les figures mitotiques dans les cellules d'une cinquantaine de Légumineuses sont plus grandes, très irrégulières, peu nettes avec un nombre de chromosomes inégal.

Smith E.F. dans son livre " Bactérial diseases of plants" (1920) admet que les bactéries sont intracellulaires et se multiplient abondamment dans les cellules dont elles empêchent la division, détruisent le contenu y compris le noyau, de sorte que la cellule devient beaucoup plus grande que la cellule normale et est remplie de bactéries.

L'étude de P.A. Dangeard (1926) sur les tubercules radicaux des Légumineuses est un travail très important; après une partie historique détaillée, à laquelle il sera toujours bon de revenir, il étudie un certain nombre de nodosités (Pisum, Vicia, Lathyrus, Lupinus, etc) au point de vue histologique et cytologique; il s'intéresse également à la systématique des bactéries et à la contamination artificielle des Légumineuses. La nodosité comprend essentiellement, d'après l'auteur, pour le Pois par ex. un manteau et un voile endodermique qui prolongent tous deux la racine sur la masse centrale parenchymateuse de la nodosité. Cette masse centrale comprend deux parties: la médulle et l'écorce. L'écorce, non contaminée, renferme les faisceaux conducteurs entourés chacun d'un endoderme, et la médulle est constituée par de grandes cellules spéciales bourrées de bactéries entre lesquelles s'insèrent des cellules plus ou moins grandes appelées cellules intermédiaires. Au sommet se situe le point de végétation où a lieu un cloisonnement intense qui donne naissance à la masse parenchymateuse. Les cellules de ce point de végétation sont pratiquement indemnes, mais les cellules plus profondes sont envahies et, finalement, les cellules de la médulle apparaissent bourrées de microorganismes. "Les cellules, sous l'influence de cet envahissement, sont devenues progressivement très grosses et le noyau atteint lui-même un volume considérable; il possède un très gros nucléole qui se colore en noir foncé par l'hématoxyline et un nucléoplasme dense plus ou moins granuleux ". Il y a donc hypertrophie cellulaire progressive à partir du sommet de la nodosité. En ce qui concerne la mitose l'auteur écrit : " j'ai observé dans le point de végétation de ces jeunes tubercules de nombreuses divisions nucléaires à tous les stades surtout dans la première zone; dans la seconde zone, alors même que le parasite commence à se répandre dans le cytoplasme, il existe encore quelques mitoses "

" La multiplication des cellules dans la zone de croissance des tubercules a donc lieu avec une division indirecte des noyaux; les mitoses peuvent être observées jusqu'à la limite où les Bactéries envahissent le contenu cellulaire" Ces observations s'appliquent, en dehors du Pois, aux autres nodosités.

Dans ses considérations générales l'auteur écrit (chapitre de l'évolution nucléaire) : dans le point de végétation des tubercules " il existe là, comme on l'a vu, une zone de croissance dans laquelle les cellules se multiplient activement, comme à la pointe d'une racine ordinaire; cette zone échappe à l'action directe du parasite car on n'y trouve ni filaments muqueux, ni Bactéries. Les divisions nucléaires y sont normales; on peut suivre facilement dans cette région, comme je l'ai fait pour le Pois et pour le Trèfle, les stades successifs de la caryocinèse et la formation des plaques cellulaires Il ne se produit dans les mitoses aucune modification susceptibles d'être notée". Dans la zone où les bactéries envahissent les cellules " quelques rares mitoses se voient encore", au-delà "le noyau lui-même sera dans l'impossibilité de se diviser". Il y a hypertrophie du noyau accompagnée de celle du nucléole. Enfin dans les cellules entièrement contaminées la forme et la structure du noyau se modifient tandis que le nucléole tend à disparaître. Chez certaines espèces l'auteur constate un appauvrissement du noyau en chromatine (Phaseolus, Lotus, Tetragonolobus, etc.) tandis que d'autres espèces montrent " une sorte d'enrichissement ultérieur en chromatine; celle-ci se dispose en corpuscules très fins aux intersections des mailles du réseau et ces granulations se disposent ensuite en amas ou en traînées irrégulières, on ne voit plus de réseau en certains cas, mais seulement des granulations extrêmement nombreuses, et de grosseur différente". Dans les tubercules âgés de Lotus ou de Melilotus l'auteur voit " des noyaux déformés, allongés, aplatis en croissant; ces noyaux semblaient être réduits à leur enveloppe, la chromatine ayant disparu. Ailleurs, on n'arrivait pas à trouver la moindre trace du noyau ", dans le Tetragonolobus en particulier.

Dans l'ensemble l'auteur observe donc des divisions normales et une hypertrophie du noyau depuis le point de végétation jusqu'à la médulle.

Les recherches de Milovidov (1928) portent sur les tubercules de Lupin. Ceux-ci sont envahis par des zoogléés, d'abord intercellulaires, qui " prennent naissance dans le péricambium stratifié" "Les cellules du tissu bactéroïdien sont bourrées d'une grande quantité de bactéries très nettement délimitées" et qui ne présentent pas la forme bactéroïde en Y que l'on observe dans beaucoup d'autres nodosités. Dans ce tissu bactéroïdien l'auteur observe des figures de mitose normales: prophase, métaphase, anaphase, télophase; " Les cellules du tissu bactéroïdien conservent leur pouvoir de division mitotique malgré la présence d'une grande quantité de bactéries, pouvoir qu'elles possèdent encore dans les tubercules mûrs de plusieurs millimètres de diamètre. Des figures de caryocinèse peuvent être observées en grand nombre et à toutes les phases. Le fait le plus curieux est que les bactéries se répartissent dans les cellules-filles, au cours de la division, en deux lots à peu près égaux, affectant la forme d'un capuchon. Ces capuchons sont placés aux pôles du fuseau mitotique et semblent repoussés par lui" " De cette façon chaque cellule reçoit sa portion de bactéries d'une manière pour ainsi dire automatique et l'existence de dispositifs de contamination spéciaux (filaments infectieux) devient superflue".

"Les mitoses ne sont pas localisées en certaines zones seulement; au contraire, presque toutes les cellules du tissu à bactéroïdes sont capables de se diviser. D'autre part, contrairement à ce qui a lieu chez un grand nombre de Légumineuses, les bactéries du Lupin ne paraissent pas manifester de virulence, car on n'observe dans les cellules qui les contiennent ni altération des processus mitotiques, ni dégénérescence nucléaire, ni autres phénomènes pathologiques". Enfin par suite de l'augmentation du nombre de bactéries celles-ci arrivent à combler totalement la cellule " sauf parfois une ou plusieurs vacuoles centrales. Ensuite les contours des bactéries deviennent moins nets et leur colorabilité décroît. Les cellules elles-mêmes s'arrondissent et se séparent les unes des autres. Finalement elles dégèrent et perdent leur membrane. La mort des bactéries et des cellules est presque simultanée". Quant aux chondriosomes ils " se décolorent pendant la différenciation bien plus rapidement que les bactéries. Leur nombre est très grand surtout dans les cellules situées à la base des tubercules et dans la gaine des faisceaux libéro-ligneux des racines". L'auteur conclut " contrairement à ce qui a été observé pour la majorité des Légumineuses les cellules des nodosités du Lupin conservent jusqu'à la fin, nous l'avons constaté, la faculté de se diviser activement suivant les processus normaux de la caryocinèse".

Elisabeth McCoy étudie en 1929 les nodosités de *Phaseolus vulgaris* et relève des phénomènes d'hypertrophie cellulaire et nucléaire. L'hypertrophie cellulaire se constate dès que les bactéries sont libres dans le cytoplasme. Le noyau devient également plus grand et dans les stades finaux prend une forme améboïde tandis que la membrane disparaît et que finalement rien ne reste que des granulations éparpillées entre les bactéries. Le nucléole s'hypertrophie mais persiste le plus longtemps. Dans les noyaux des cellules infestées les chromocentres sont plus grands, plus nets, et de dimensions très variables; l'auteur explique cela par un simple hypertrophie. Quant aux mitoses observées dans ces nodosités elles sont normales, mais la division s'arrête par suite de l'infection bactérienne.

En 1930 Hocquette étudie l'évolution du noyau dans les cellules bactériifères des nodosités d'*Ornithopus perpusillus*. Il écrit " dès la pénétration d'un filament muqueux la cellule s'hypertrophie, les masses nucléaires et nucléolaires s'accroissent. Cet accroissement s'accentue pendant toute la phase de multiplication bactérienne et d'envahissement cellulaire et paraît atteindre son maximum avec l'infection totale de la cellule. A ce stade le noyau est quelquefois très légèrement déformé.... dans les tubercules âgés les cellules infectées prennent des dimensions considérables se déforment; s'allongent et présentent des contours largement lobés. Le noyau digité, étiré, acquiert un volume très important; il s'étale généralement sur la paroi d'une vacuole. On note, avec l'hypertrophie nucléaire, l'apparition de nombreuses condensations chromatiques". L'auteur admet le " rejet dans le cytoplasme de globules chromatiques facilité " par la disparition d'un contact nucléo-cytoplasmique net; des zones nucléaires périphériques se montrent diffuses"; enfin dans les tubercules âgés il y a fonte nucléaire.

Un article important de M. Lechtova-Trnka paraît dans le Botaniste de 1931. L'auteur s'intéresse surtout aux Légumineuses ligneuses, complétant ainsi le travail de Dangeard de 1926. Elle décrit un certain nombre d'espèces et signale au passage les caractères cytologiques intéressants. L'auteur observe dans le cas de *Medicago arborea*, que "dès la pénétration de la bactérie le noyau subit une hypertrophie notable ainsi que son nucléole". Par la suite "il devient très hypertrophié et très chromatique, puis sa résistance diminue et il finit par dégénérer complètement". Pour *Amorpha fragens*, dans les cellules envahies de la médulle "le volume du noyau est trois à quatre fois plus grand que dans une cellule intacte. Malgré ces proportions il peut être arrondi, mais il est le plus souvent très déformé et ressemble à un croissant ou à une bande irrégulièrement boursouflée". Cependant le degré d'hypertrophie est variable et "suivant les cas, l'hypertrophie du noyau est insignifiante alors que dans d'autres, elle peut être considérable"; pour le *Lupin blanc* les cellules parasitées sont peu agrandies, peu déformées; leur noyau ne s'hypertrophie presque pas, mais dans certaines cellules il peut se désorganiser en même temps que la membrane cellulaire. L'auteur admet, dans ce cas, que les cellules et les bactéries ont une même résistance: la symbiose est équilibrée.

En ce qui concerne la mitose l'auteur n'observe que des mitoses normales avec fuseau. Il écrit pour *Laburnum vulgare*: "les faits importants sont la division du noyau s'effectuant même dans les cellules où la bactérie a déjà pénétré, et la disposition du micro-organisme tout près des deux pôles du fuseau". Il n'en reste pas moins opposé à la généralisation des observations de Milovidov qui voit des divisions mitotiques dans les cellules du tissu bactéroïdien des nodosités du *Lupin*. "Ce fait n'est cependant pas général, mais tout au contraire, dès la pénétration du microorganisme les cellules envahies cessent de se diviser. Le cas du *Lupin* est une exception ainsi que celui du *Cytisus capitatus*" que l'auteur vient d'étudier.

En résumé l'auteur constate une hypertrophie nucléaire, le plus souvent très marquée, dans les cellules spéciales elles-mêmes fortement hypertrophiées, et un déroulement normal de la mitose dans les cellules non-infestées ou dans celles où la bactérie a déjà pénétré; dans les grandes cellules centrales il n'y a plus de divisions nucléaires.

Ross (1932) signale seulement, dans son traité, au sujet des nodosités des Légumineuses, que les cellules s'hypertrophient fortement quand les bactéries dégèrent. Les travaux suivants : ceux de Thimann (1936) Link (1937) Chen (1938) sont surtout d'ordre physiologique mais en 1939 paraît une première publication de Wipf consacrée aux nodosités de Légumineuses, suivies en 1940 d'une autre publication de cet auteur associé à Cooper. Les deux auteurs - qu'il s'agisse de la première ou de la seconde publication - admettent dans tous les cas le doublement du nombre normal de chromosomes dans les cellules infestées.

Aucune variation du rapport $2/I$ n'a pu être observée et pas davantage d'altérations de la mitose. Les cellules diploïdes qui peuvent se rencontrer sont celles qui ne sont pas infestées par les bactéries. L'auteur de la dernière publication donne beaucoup de figures; mais l'anaphase à 128 chromosomes qui correspond, d'après le texte, à un *Melilotus* dont le nombre $2n = 64$, ne montre pas de fuseau et l'on ne voit pas davantage les limites de la cellule.

En 1940 signalons aussi le travail de Link et Eggers, essentiellement physiologique, et enfin en 1941 celui de Schaefer sur les nodosités de *Vicia Faba* et *Pisum sativum*. Cet auteur ne donne aucune indication sur la mitose, et écrit seulement que les cellules du méristème de la nodosité sont riches en cytoplasme et se divisent abondamment; il retrouve les formes lobées, incisées, découpées, des noyaux des cellules à bactéroïdes, noyaux qui peuvent se fragmenter.

2° ETUDE DES NODOSITES.

Les nodosités étudiées ont été prélevées sur des racines de plantes en bon état de développement et fixées au Helly ou Nawaschin, puis colorées au Feulgen-vert lumière ou à l'hématoxyline-éosine.

L'aspect de ces nodosités a été maintes fois décrit: ce sont des protubérances disposées tout du long de la racine, à des intervalles variables, parfois très espacées, parfois très rapprochées au point d'être plus ou moins coalescentes entre elles, prenant alors des aspects coralloïdes. En général, quand elles sont jeunes leur forme est globuleuse; par la suite la nodosité s'étire et devient elliptique ou allongée; elle tend à retomber alors sur la racine qui la porte; enfin quand la nodosité est morte elle apparaît noirâtre, molle et comme vidée de son contenu.

I.- NODOSITES de VICIA FABA L.

La première nodosité étudiée est celle de *Vicia Faba* L.

a) Forme et structure des nodosités

Les nodosités sont isolées ou groupées par trois ou quatre et alors plus ou moins soudées à leur base; leur teinte est brunâtre comme celle de la racine. La coupe transversale ou longitudinale montre la nodosité complètement enveloppée par une gaine de quatre à cinq assises de cellules allongées parallèlement à sa surface, et qui continuent l'écorce de la racine; cette gaine, à laquelle P.A. Dangeard a donné le nom de manteau, est limitée intérieurement par une assise en relation avec l'endoderme de la racine. La partie centrale restante, importante, constitue la nodosité proprement dite. On y distingue: latéralement, un cortex de quelques assises où circulent les éléments conducteurs; au sommet, une région de multiplication; enfin, au milieu, les cellules garnies de bactéries.

On passe progressivement des cellules dépourvues de bactéries de la zone de multiplication (PL.XV fig.2) aux cellules sous-jacentes d'une zone dite d'envahissement, (PL.XV fig.3) où les cellules se garnissent de microorganismes pour arriver à la zone infestée centrale aux cellules bourrées d'éléments bactériens . (PL.XV fig.4)

On étudiera le noyau et la mitose dans ces diverses régions.

b) le noyau et la mitose

Dans la zone de multiplication les cellules sont de petite taille, aplaties ou polyédriques; elles constituent une sorte de calotte en relation latéralement avec le cortex et, par en-dessous, avec les cellules de la zone d'envahissement. Vers l'extérieur cette calotte est protégée par le manteau. Les noyaux quiescents (PL.XV fig.6) sont de taille normale, de forme globuleuse, ou subglobuleuse, et se situent au centre de cellules pourvues de cytoplasme. Leur structure est réticulée: le réseau de chromatine s'épaissit en légers granules aux angles et porte, de ci de là, de plus gros chromocentres. Ces noyaux renferment un gros nucléole ou deux nucléoles plus petits, en relation avec des chromocentres; l'auréole périnucléolaire est peu marquée.

Ces noyaux se divisent activement dans les jeunes nodosités. Les figures de mitose sont donc nombreuses et l'on peut déjà dire qu'elles sont normales. Le noyau entre en prophase, les chromosomes se dégagent de la charpente chromatique, se clivent et se disposent en plaque équatoriale à la métaphase. Celle-ci montre un fuseau achromatique très net, à structure fibrillaire après fixation, et qui est, en grande partie, masqué par les chromosomes, longs dans cette espèce. A l'anaphase (PL.XV fig.5) les chromatides s'éloignent en glissant le long de l'appareil fusorial et gagnent les deux pôles. Là ont lieu le tassement polaire et les processus de catachromase, cependant que le fuseau s'aplatit, se dispose en phragmoplaste et ébauche la nouvelle membrane. Les deux noyaux-frères sont ainsi séparés dans deux cellules-soeurs.

Les différents stades de la mitose sont donc présents et se déroulent suivant les processus habituels; ils sont suffisamment nombreux pour qu'on puisse les suivre facilement et voir nettement le fuseau. Il faut cependant faire attention aux figures mal sectionnées qui peuvent prêter à confusion et faire croire à des aspects anormaux. Les télophases normales nombreuses, qui seules ont été rencontrées, permettent de dire qu'il n'y a que des mitoses banales. A noter cependant qu'une fois ou deux a été rencontrée une cellule binucléée, due probablement au non-fonctionnement du phragmoplaste.

A partir de cette zone de prolifération les noyaux et les cellules vont évoluer dans le même sens d'une augmentation de leur volume, corrélativement à la pénétration des bactéries.

Dans les cellules de la zone de multiplication les bactéries, très peu nombreuses, sont, peut-on dire pratiquement inexistantes, mais elles deviennent, dans les cellules placées au-dessous, de plus en plus nombreuses ; elles laissent d'abord des régions cytoplasmiques intactes, puis, leur nombre augmentant, envahissent la cellule qui apparaît, dans la zone infestée, complètement garnie par elles, à l'exception d'une vacuole encore assez grande occupant généralement son centre. En même temps le volume cellulaire s'accroît : les cellules de la zone d'envahissement augmentent progressivement de volume au fur et à mesure qu'elles s'éloignent de la région de multiplication, atteignent dans la zone infestée leur taille maximum et cessent alors de grandir. Cette augmentation de volume est en rapport direct avec les Bactéries, car dans les nodosités âgées, où la zone d'envahissement a disparu et a été remplacée par des cellules remplies de bactéries, les cellules sont de grande taille comme dans toute la zone infestée. En gros, on peut dire que la cellule s'accroît progressivement, jusqu'à une taille maximum, de la zone de multiplication à la zone infestée au fur et à mesure que l'envahissement bactérien se fait de plus en plus intense.

Dans ces cellules envahies le noyau augmente progressivement de volume et montre, suivant les zones considérées des aspects nucléaires différents. On voit, dans les cellules de plus en plus grandes de la zone d'envahissement, ses dimensions s'accroître, cependant que son contour reste régulier (PL.XV fig. 7) La structure est toujours du type réticulé mais le réseau quoique distendu et comme déchiré, est plus abondant ; enfin le ou les nucléoles et les chromocentres nucléolaires sont plus gros que dans le noyau normal. Par ailleurs dans toute cette zone les figures de mitose manquent : toutes les nodosités en sont dépourvues. Il se manifeste seulement une hypertrophie nucléaire par synthèse des constituants nucléaires, tout particulièrement visible au niveau du nucléole et des chromocentres nucléolaires. Cette hypertrophie cesse au moment où l'envahissement bactérien est total ou presque. Dans la zone infestée la cellule finit de s'agrandir mais son noyau ne s'accroît plus ; il ne dépasse pas ce volume maximum, et même dans les cellules plus éloignées son volume diminue : en effet les cellules de la région infestée montrent, à l'exception de celles placées à la limite de la région d'envahissement, un noyau un peu plus petit et souvent anormal (PL.XV fig. 8a et b). Son contour est déjà un indice de son manque de vitalité car il peut montrer des formes anguleuses, en trapèze ou bien, s'appliquant étroitement contre la vacuole, prendre des aspects en croissant ou en triangle ; sa structure est profondément modifiée ; de teinte beaucoup plus sombre que le noyau normal, presque bleu noir, son réseau est serré, dense, empâté avec des plages plus foncées ; le nucléole se distingue mal ou est même invisible ; sa membrane semble avoir disparu par endroits, et des mailles, du réticulum qui se déchire, apparaissent libres dans le cytoplasme. Signalons que pour P.A. Dangeard, dans ces noyaux " le nucléoplasme dense est parsemé de granules chromatiques, de grosseur variable selon les noyaux et souvent rapprochés les uns des autres, presque au contact ; ces

noyaux renferment soit un nucléole unique central, soit plusieurs sphères de chromatine ressemblant à des nucléoles". Il nous paraît quant à nous, que la structure réticulée est visible jusqu'à la fin, mais que dans ces derniers stades les noyaux sont, en quelque sorte, contractés. Ce sont des noyaux à vitalité amoindrie ou même à un stade précédant la mort; certains d'entre eux sont déjà pycnotiques. Bien entendu l'on ne rencontre pas de figures mitotiques. La zone infestée renferme donc des noyaux en voie de disparition. La cellule est morte, complètement garnie de bactéries, le cytoplasme a disparu et le noyau ne peut survivre.

Dans le cortex et le manteau de la nodosité les cellules gardent des dimensions normales; il en est de même des noyaux, mais ceux situés au voisinage de la zone de multiplication sont plus ou moins hypertrophiés; quelques figures mitotiques, peu nombreuses, sont visibles de ce côté de la zone de multiplication.

En résumé sous l'influence des bactéries, mais à condition qu'elles soient peu nombreuses, les cellules se multiplient. Au fur et à mesure qu'elles envahissent la cellule, celle-ci s'hypertrophie avec son noyau, mais alors cessent les divisions; puis la cellule, envahie totalement par les bactéries, meurt et le noyau tend vers la pycnose. Il y a donc hyperplasie quand les microorganismes sont peu nombreux; il y a hypertrophie quand ils ont envahi la cellule.

c) les Bactéries

Les Bactéries, comme il a été dit, occupent progressivement les cellules de la zone d'envahissement, y prolifèrent, et, quand elles les remplissent complètement, ces cellules constituent alors la zone infectée. Au cours de cette évolution les bactéries présentent des changements; dans les cellules de la zone d'envahissement elles sont en forme de batonnets droits ou faiblement arqués; disposés côte à côte, soit parallèlement soit avec des angles très divers; elles se colorent entièrement et leur corps cellulaire apparaît très fin. Dans les cellules de la zone infestée l'aspect est différent: les bactéries sont beaucoup plus volumineuses surtout plus larges; leur calibre paraît avoir augmenté alors que leur longueur semble à peu près inchangée; leur nombre étant beaucoup plus élevé, elles sont alors superposées, enchevêtrées, entrecroisées; enfin les colorations à l'hématoxyline - dans une même coupe - est telle que leur contour apparaît noirâtre tandis que leur centre est beaucoup plus clair, comme transparent. Il arrive même que les bactéries soient totalement décolorées et que l'ensemble confus prenne un aspect spumeux. On peut donc noter que ces bactéries âgées, les unes en batonnets - de beaucoup les plus nombreuses - les autres en Y (bactéroïdes, beaucoup plus rares), se décolorent plus vite au cours de la différenciation à l'alun. Il y a d'ailleurs une sorte d'irrégularité dans la coloration d'ensemble; certaines cellules dans cette zone infestée restent colorées en noir presque totalement tandis que d'autres sont complètement décolorées. Cette augmentation de volume et cette coloration irrégu-

lière se retrouvent dans beaucoup de nodosités.

II.- NODOSITES de VICIA SATIVA L.

La structure de la nodosité rappelle dans son ensemble celle de *Vicia Faba*; son organisation histologique est identique; quant aux aspects cytologiques ils ne montrent pas de changements.

Le noyau normal quiescent du type réticulé se retrouve dans la zone de multiplication; son réseau plus lâche que celui de *Vicia Faba* montre des chromocentres et de place en place des plages réticulées plus apparentes, plus colorées (PL.XV fig. 9) Le nucléole occupe le centre d'une auréole périnucléolaire et est en relation avec deux ou trois petits chromocentres. Les mitoses se rencontrent uniquement dans cette zone et sont toutes normales. Le fuseau de caryocinèse est visible et fonctionne ensuite comme fuseau de cytokinèse. Après avoir atteint pratiquement à la limite de la zone d'envahissement, leur taille maximum (PL.XV fig. 10), les noyaux prennent, dans la zone infestée, des allures anormales; ils s'appliquent contre la vacuole centrale d'où des formes en croissant, en V, à angles droits, etc. Le réseau dans ces noyaux en voie d'altération, paraît beaucoup plus clair que dans le noyau normal et ce, par disparition, semble-t-il, du réticulum chromatique dont il ne subsiste que des chromocentres et les quelques plages colorées signalées dans le noyau normal (PL.XV fig. 11a et b), en quelque sorte le noyau est réduit à une sorte de squelette formé des éléments les plus apparents du réseau. C'est peut-être à ces éléments que fait allusion P.A. Dangeard en écrivant : " dans le nucléoplasme resté dense, on voit un nombre assez élevé de grosses sphérules de chromatine ". Il n'y a pas, dans les deux dernières régions, de figures mitotiques. On retrouve donc, pour l'évolution nucléaire, les mêmes aspects que dans la nodosité de *Vicia Faba*.

III.- NODOSITES de LATHYRUS sp.

La description de cette nodosité, de ses aspects histologiques et caryologiques reproduirait celle faite dans les deux exemples précédents. On signalera cependant la structure curieuse du noyau quiescent (PL.XV fig. 12a et b). Il est du type réticulé, comme ceux que l'on vient d'étudier, mais au niveau du nucléole, ou bien entre deux nucléoles, passe une bande chromocentrique, large, irrégulière, à bords frangés, parfois d'apparence réticulée, continue ou le plus souvent séparée en deux parties et qui fait penser aux chromocentres composés. Cette formation si particulière se retrouve dans les noyaux, hypertrophiés au maximum de la zone d'envahissement (PL.XV fig. 13) mais plus importante, plus large, tout autant irrégulière et avec un aspect réticulé plus apparent. Le réseau général est net, plus lâche cependant que celui du noyau normal, plus déchiré d'ailleurs. Ces noyaux atteignent un degré d'hypertrophie très marqué, beaucoup plus que dans les deux exemples précédents; enfin le noyau en voie d'altération

de la région infestée montre des dimensions plus faibles, par contraction probable de la masse nucléaire (PL XV. Fig. I4): le réseau est, en effet, plus serré et les bandes chromocentriques violacées plus compactes.

Les préparations de *Lathyrus* ont montré, comme pour la Fève, des bactéries grêles, en batonnets uniformément colorés, disposés côte à côte, dans les cellules de la zone d'envahissement au voisinage des cellules de la zone de multiplication; au-delà les batonnets sont plus gros, plus nombreux, à pourtour fortement coloré, tandis que l'intérieur reste incolore; dans les cellules plus âgées de la zone infestée la coloration se fait mal, les organismes sont très gros, comme gonflés et difficiles à distinguer; la cellule présente un aspect spumeux comme si les batonnets enchevêtrés présentaient un phénomène analogue à la cavulation des chondriosomes. Dans ces cellules aux noyaux altérés, les bactéries sont probablement mortes. Les bactéries actives sont celles de la zone d'envahissement et peut-être aussi celles des premières assises de la zone infestée.

IV.- NODOSITES d'ORNITHOPUS ROSEUS L.

De ces nodosités de Serradelle on ne signalera que le noyau en voie d'altération de la cellule infestée parce qu'il atteint quelquefois un degré très élevé d'hypertrophie par rapport au noyau normal (PL.XV fig. I5); son réseau très lâche, très clair le fait apparaître transparent; en bordure, cependant, subsistent des filaments chromatiques plus nets, avec de petits chromocentres (PL.XV fig. I6). D'autres noyaux de la même région, aux contours bizarres, sont nettement plus petits.

V.- NODOSITES d'ERVUM LENS L.

Les mêmes aspects se retrouvent ici. On signalera que le noyau de la cellule riche en bactéries présente souvent des contours bizarres; appliqué contre la vacuole, il apparaît comme un croissant ou bien présente deux régions accolées à angle droit. Sa structure tend parfois vers la pycnose. Le réseau est plus apparent, plus lâche et le suc nucléaire plus clair. Les figures de mitose sont toujours nombreuses dans la région de multiplication.

VI.- NODOSITES d'ONOBRYCHIS SATIVA Lam.

Chez le Sainfoin le noyau normal (PL.XV fig. I7) montre un réseau léger avec des chromocentres. Dans la nodosité, les figures de division, situées dans la zone de multiplication, sont normales et la zone d'envahissement possède de très gros noyaux du même type (PL.XV fig. I8), montrant une hypertrophie des éléments qui les constituent. Il n'y a pas bien entendu, de figures de mitose dans la zone d'envahissement et la zone infestée (PL.XV fig. I9).

GENERALITES

En résumé dans ces nodosités le mécanisme mitotique reste inchangé. Les mitoses se déroulent d'une manière tout à fait normale, suivant les processus habituellement décrits et le fuseau fonctionne normalement. Mais ces cellules sont envahies par des bactéries qui se multiplient sans cesse, dont le nombre s'accroît sans arrêt; aussi à partir d'un certain moment la cellule ne se divise-t-elle plus. Le noyau lui-même va subir après ce premier stade hyperplasique une action hypertrophiante; son volume augmente constamment jusqu'à une certaine taille limite. Les constituants nucléaires subissent aussi cette hypertrophie: le nucléole augmente de volume, parfois dans des proportions considérables, et la chromatine est en plus grande quantité, d'autant que les chromocentres sont eux aussi plus volumineux. Il y a donc eu synthèse intranucléaire directe de chromatine et des autres constituants du noyau. Par la suite la cellule complètement envahie par les bactéries, fortement hypertrophiée, cesse de vivre d'une façon normale, et s'achemine vers la mort. La structure du noyau qui dans ces cellules très grandes, a diminué de volume et s'est contracté, est inhabituelle, tant au point de vue de la forme que de la charpente chromatique; celle-ci peut soit se désintégrer en réduisant le noyau à une sorte de squelette, soit tendre vers la pycnose. Les cellules de la zone infestée sont des cellules mortes ou des cellules à vitalité amoindrie. Il arrive d'ailleurs que la zone d'envahissement soit elle-même complètement envahie par les bactéries; dans ce cas le noyau présente les mêmes aspects que dans la zone infestée habituelle.

Il est à remarquer que dans tous les cas la cellule sans bactéries ou en renfermant peu se divise, que celle qui en renferme une certaine quantité s'hypertrophie. Il y a balancement entre ces deux actions, en relation avec la quantité de bactéries présentes dans la cellule. Si l'on admet qu'elles agissent par l'intermédiaire d'une substance il faut admettre que ce ne sont pas des variations de concentration qui interviennent ici mais des variations de quantité. Dans les cellules où les bactéries sont peu nombreuses la quantité émise est faible et il y a hyperplasie; dans les cellules où les bactéries sont nombreuses la quantité émise est forte et il y a hypertrophie. Du fait que le parasite est intracellulaire la substance est émise à l'intérieur de la cellule et agit uniquement sur celle-ci.

Nous retrouvons, comme antérieurement, que des variations - ici de quantité - de la substance émise, entraînent des effets différents: hyperplasie et hypertrophie, cette dernière s'exerçant en même temps sur la cellule et sur le noyau.

Un fait intéressant à remarquer est le rapport qui existe entre les hétéro-auxines et la formation des nodules radicaux. Plusieurs auteurs: Thimann, Link, etc, ont mis en évidence

une hyperauxinie des racines porteuses de nodules, par rapport aux racines saines, ou encore ont montré, en employant la technique du coléoptile d'avoine, qu'une substance de croissance est produite en quantité considérable dans les nodules de Légumineuses; aussi ces savants ont-ils admis la formation des nodules par hyper-auxinie.

Si maintenant on compare l'action de la bactérie sur les cellules de la nodosité et l'action de l'acide indole-acétique sur des tissus méristématiques, on observe les relations suivantes. On peut admettre tout d'abord que la substance sécrétée par la bactérie et qui, d'après nous engendre la nodosité, est produite en faible quantité dans la zone de croissance puisque les bactéries y sont peu nombreuses. A ce niveau s'observent seulement des multiplications cellulaires. Or, l'on sait qu'à faible concentration l'hétéro-auxine stimule la prolifération et que les mitoses observées sont normales. Dans une zone plus éloignée de la région de croissance la quantité de substance produite par les bactéries de la nodosité s'élève du fait même de leur augmentation rapide; à ce stade il y a hypertrophie cellulaire qui ne fait que s'accroître jusqu'à la mort de la cellule. Or à des concentrations plus élevées l'hétéro-auxine est hypertrophiante et provoque l'augmentation de volume des cellules. Les effets de la substance sécrétée par les bactéries sur la cellule sont analogues à ceux de l'hétéro-auxine sur les cellules des racines. On sait aussi que les hétéro-auxines sont capables de provoquer la polyploidie par redoublement prophasique du nombre de chromosomes comme l'a montré Levan sur des racines d'*Allium* traitées par l'acide indole-acétique. L'hypertrophie des noyaux est, dans les zones centrales de la nodosité, telle que l'on peut admettre une certaine polyploidie; les noyaux ne se divisant plus il n'a pas été possible de calculer leur valeur polyploïde. Enfin l'acide indole-acétique inhibe la croissance de la racine, provoque des tuméfactions et l'on peut admettre que la nodosité est une racine inhibée elle-aussi dans son développement.

Il y a donc entre l'action bactérienne et l'action hétéro-auxinique un assez net parallélisme. On peut penser que la bactérie agit sur la cellule en libérant une substance, qui n'est pas forcément de l'acide indole-acétique - l'absence de redoublements prophasiques analogues à ceux observés par Levan dans des racines d'*Allium* traitées par l'acide indole-acétique semble le montrer - mais qui est une auxine analogue; on peut penser aussi que la bactérie oblige la cellule à une synthèse plus ou moins abondante d'une auxine particulière dont les effets seraient du même ordre.

Une remarque reste à faire avant de terminer cette étude. L'hypertrophie nucléaire, dans les cellules de la zone infestée, comme le fait bien observer M. Lechtova-Trnka, n'est pas régulière: "suivant le cas l'hypertrophie du noyau est insignifiante alors que dans d'autres elle peut être considérable". Tout ceci paraît démontrer que le pouvoir agissant des bactéries sur le noyau

varie pour chaque nodosité et est par conséquent fonction du type bactérien qu'elle renferme. Par ailleurs, dans des travaux dus à Milovidov et confirmés par P.A. Dangeard, sur le Lupin, les nodosités de cette Légumineuse ne montrent, dans la médulle, que des cellules à peine hypertrophiées et des noyaux d'allure et de taille normale ou presque; de plus ces noyaux se divisent. C'est, comme le dit P.A. Dangeard, un cas bien particulier et pour ce dernier auteur il y a symbiose équilibrée entre l'envahisseur bactérien et l'hôte; les bactéries restent vivantes, ce qui peut présenter un certain intérêt pour l'agriculture, le Lupin étant de ce fait, une plante très enrichissante en azote. La cause de cette symbiose équilibrée pourrait être vue dans la présence d'une espèce particulière de *Rhizobium* dont les produits de sécrétion - qui dans les autres cas sont actifs - seraient inactifs ou facilement neutralisés par la plante.

L'ensemble de ces faits cytologiques paraît apporter un argument de plus à la thèse de la pluralité des types compris sous le nom générique de *Rhizobium radicicola*.

CHAPITRE VI - BACTERIOCECIDIES

2° PARTIE

TUMEURS A PHYTOMONAS TUMEFACIENS Smith and Townsend

HISTORIQUE

Les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* avaient fait depuis longtemps l'objet de nombreuses observations (I) et étaient connues avant même que Cavara (1897) qui en ignorait l'agent causal, démontre leur caractère infectieux. En 1900 Toumey donne une première description de la maladie sur les arbres fruitiers, mais l'attribue à un myxomycète; toutefois le même auteur - et plus tard Hedgecock - prouve aussi sa contagiosité en inoculant ces tumeurs dans les plantes saines, provoquant ainsi leur contamination. Vers la même époque (1907) Smith et Townsend en isolèrent les premiers l'agent causal : une bactérie qu'ils désignèrent sous le nom de *Bactérium tumefaciens*; à cette désignation on substitua celle de *Pseudomonas tumefaciens*. Sm. and Br. et enfin dans la terminologie actuelle celle de *Phytomonas tumefaciens* Smith and Townsend. (2).

Ces tumeurs, appelées crown-gall ou galles du collet en raison de leur localisation dans les premiers cas observés, peuvent siéger sur plusieurs régions de la plante. On obtient très facilement des tumeurs au niveau de la tige, de la feuille, à l'aisselle de ces dernières, dans le bourgeon terminal et même dans les racines d'après Smith et Townsend; il suffit pour cela de piquer l'organe végétal choisi - tige ou feuille en général; à l'aide d'une aiguille préalablement souillée de germes obtenus en culture pure. Une dizaine de jours après se développe une tumeur à surface irrégulière, bosselée, mammelonnée, de couleur blanchâtre, ayant l'aspect d'un " chou-fleur ", qui s'accroît ensuite régulièrement. La structure anatomique révèle le plus souvent, une masse inorganisée de tissus hypertrophiques et hyperplasiques mêlés à des éléments lignifiés néo-formés. Les cellules hyperplasiques, de petite taille, constituent des sortes de cordons sillonnant la tumeur en tous sens et traversant des zones de cellules différenciées, plus grandes; l'ensemble est d'allure anarchique. La tumeur peut se développer longtemps ou se nécroser,

(I) d'après Motte " la première description en fut donnée, en 1853, par Fabre et Dunal. Ces deux auteurs décrivirent sur la Vigne des "Broussins" et des "nodules" qu'ils rapportèrent à une maladie parasitaire appelée par eux "Erinnose". Nous n'avons pu nous procurer ce travail.

(2) La classification de Bergey lui attribue actuellement le nom d'*Agrobacterium tumefaciens*. (Smith and Townsend) Conn.

se dessécher, disparaître totalement ou en partie - dans ce cas elle peut proliférer encore par sa partie restante-. L'ablation n'entraîne pas toujours sa disparition définitive. La plante, surtout si les tumeurs sont nombreuses et se développent bien, devient cachexique et meurt; malgré tout ces cas restent infiniment peu nombreux si l'on en juge d'après les nombreuses expériences faites par nous sur diverses plantes et en particulier sur le *Pelargonium zonale* : des cas de ce genre n'ont jamais été constatés; les plantes végètent normalement et malgré les tumeurs en cours de développement que portent leurs tiges ou leurs feuilles, fleurissent.

Toutes les plantes ne sont cependant pas sensibles à l'action de la bactérie. Certaines développent facilement des tumeurs, d'autres avec difficultés. Et il est curieux de noter qu'en particulier les Monocotylédones lui sont réfractaires. Par ailleurs il existe deux races de *Phytomonas tumefaciens* qui diffèrent par leur pouvoir pathogène: l'une provient des tumeurs de l'*Anthemis*, l'autre des tumeurs du Houblon; la première dont le champ d'action est limité n'agit pas sur ce dernier et inversement; par contre le *Phytomonas tumefaciens* isolé du Houblon agit sur le *Pelargonium*, l'*Helianthus* et un certain nombre de plantes. Smith a donné lui-même une liste des plantes sensibles dont les principales et les plus couramment utilisées dans les laboratoires sont: le *Pelargonium*, la Tomate, l'*Helianthus*, l'*Anthemis*, le *Chrysanthemum*, la Betterave, le Tabac, le Riz.

Depuis les travaux de Smith et Townsend de nombreuses publications ont paru, consacrées à l'étude des tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*. La plupart d'entre elles décrivent leur structure anatomique, leur mode de croissance; d'autres ont relaté les diverses expériences cherchant à les reproduire expérimentalement. Le mode d'action de la bactérie, son emplacement, les divers agents influençant celle-ci ont été étudiés; enfin l'aspect macroscopique et même microscopique de ces tumeurs ont suggéré à certains auteurs l'idée d'une analogie entre les manifestations tumorales végétales de ce type et les manifestations tumorales animales et plus particulièrement le cancer. Jensen semble être le premier à avoir attiré l'attention sur ce point, puis Smith développa cette comparaison qu'en France reprit Magrou. A quelques exceptions près, la cytologie, dans ces travaux, n'a été traitée que secondairement; on donnera ci-dessous un résumé des paragraphes exposant, dans les principales publications, le point de vue cytologique.

Dans le travail de Smith, Brown et Culloch (1912) sur le crown-gall du Paris Daisy (*Chrysanthemum frutescens*) la cytologie de ces tumeurs est à peine esquissée. D'après les auteurs les cellules tumorales se multiplient indépendamment de la plante mais dépendent d'elle pour leur nutrition. Les cellules ayant reçu le stimulus initial se divisent fréquemment, souvent rapidement, et à leur tour stimulent d'autres cellules, qui entrent en division. L'ensemble forme une masse de tissu mou, croissant périphériquement, et qui grâce au stroma (formé essentiellement de vaisseaux), pourra

continuer à vivre et à se développer. Parmi les cellules tumorales les auteurs signalent des cellules-géantes plurinuclées; l'une d'elle, disent-ils, est tétranuclée, mais ils supposent que des cellules à plus grand nombre de noyaux peuvent se présenter dans la tumeur. L'ensemble des divisions se fait par mitose, mais occasionnellement se produisent des divisions mitotiques anormales dans lesquelles les chromosomes se répartissent inégalement entre les deux pôles; quant aux noyaux nombreux des cellules-géantes, ils se produisent par fragmentation de noyaux lobés, amitotiques. Les figures d'amitose que donnent les auteurs paraissent être plutôt des noyaux à contours irréguliers, plus ou moins profondément lobés; quant à la figure correspondant à la mitose perturbée, aboutissant à un partage inégal des chromosomes entre les deux pôles, il semble en réalité, que cet aspect est dû à une coupe oblique d'un stade mitotique qui n'est en rien anormal.

Entre 1912 et 1921 les publications parues ne contiennent pratiquement pas d'observations cytologiques et il faut arriver à 1922 pour trouver dans le traité du Cancer de Roussy un résumé de la question; pour l'auteur ces tumeurs sont constituées essentiellement par des cellules jeunes, indifférenciées, à cytoplasme dense, à noyau volumineux et qui se forment souvent aux dépens du cambium. La division des cellules se fait par division directe ou indirecte. Les noyaux sont plus ou moins volumineux, et lobés. Les cellules peuvent être multinuclées. L'année suivante (1923) Cook observe dans le crown-gall de Ricin la formation de plages ou "whorl", aux petites cellules riches en cytoplasme, qui se situent surtout dans l'écorce et forment des cordons qui s'infiltrèrent dans les tissus. Ces cellules uninuclées se divisent activement; l'auteur n'indiquant pas d'anomalies, les divisions seraient donc mitotiques. Puis ces tumeurs atteignent un certain degré de complexité et il est alors difficile de distinguer les tissus anormaux des autres; les cellules dans ces tumeurs, sont alors riches en cytoplasme et restent toujours uninuclées; la seule variation notable, d'après l'auteur, concerne les dimensions cellulaires individuelles. Robinson et Walkden étudient, en 1923, le crown-gall de *Chrysanthemum frutescens*; ils observent que les cellules situées au voisinage des bactéries, particulièrement celles des parenchymes, montrent un noyau plus grand et deviennent elles-mêmes plus grandes ou, plus fréquemment, se divisent en cellules plus petites qui gardent un caractère méristématique. Leur travail est surtout anatomique, mais montre qu'il y a recloisonnement sur place et non infiltration des cellules. Toujours en 1923, Riker, dans un travail sur *Solanum Lycopersicum*, admet la présence de divisions normales engendrées par un stimulus émis par les bactéries. Pour l'auteur, dans l'écorce, s'observent de grandes cellules hypertrophiées qui passent graduellement aux cellules normales. Il y a hyperplasie et hypertrophie cellulaire. Ces deux actions sont en relation avec la force du stimulus: quand il est fort il semble y avoir hyperplasie, quand il est faible une hypertrophie en résulte. Cependant l'action continue d'un faible stimulus peut amener des cellules à se diviser; quand il est trop faible il ne fait que stimuler un processus normal: élargissement du xylème par ex.

Un nouvel article de Smith, paru en 1924, confirme que les divisions se font presque toutes par mitose, cependant qu'à côté se déroulent des amitoses; ce mode de division serait, d'après l'auteur, l'apanage des cellules quasi-mortes. Presque toutes les divisions ont lieu de nuit. Souvent le noyau est déchiqueté, fendu, acquiert l'aspect d'une main; il est rarement plus grand que celui des cellules normales.

Une revue générale des connaissances sur le crown-gall est faite cette année-là par Magrou qui décrit par la même occasion ses recherches personnelles. Au point de vue cytologique il s'exprime en ces termes : " les tumeurs dans leur ensemble sont formées de cellules nucléées et riches en protoplasme, beaucoup plus petites que les cellules parenchymateuses de l'écorce et de la moelle". La tumeur " pousse dans le parenchyme cortical ambiant, formé de grandes cellules vides de protoplasme, des digitations constituées par de petites cellules surcolorables, à noyau volumineux, à contenu protoplasmique abondant. Ces cellules en pleine activité multiplicatrice forment des trainées qui s'insinuent entre les cellules du tissu sain". La cellule tumorale est donc la petite cellule en voie de croissance active; les grandes cellules gardent leur caractère parenchymateux banal; de plus les cellules seraient vides de cytoplasme. Il n'est pas fait d'allusions par l'auteur à des figures mitotiques anormales. Ce savant admet donc la croissance par infiltration.

Riker, en 1925, expose ses vues au 16^e Congrès de la Société américaine de Phytopathologie, et dit en particulier : aucune évidence n'existe dans les tumeurs de Tomate que la division nucléaire se fasse par amitose et que les cellules renferment plus d'un noyau.

Levine publie la même année un premier travail sur la cytologie des néoplasmes animaux et végétaux, ces derniers obtenus sur Ricin, Betterave, Tabac, Sedum. D'après l'auteur le crown-gall, dans ses premiers stades, consiste en petites cellules d'apparence embryonnaire, mais qui ne prolifèrent pas indéfiniment. La période de multiplication est relativement courte, puis des différenciations apparaissent et il se forme des cellules adultes. Enfin vient la mort, qui n'entraîne pas celle de l'hôte; ce qui permet à Levine de faire remarquer que dans un cancer animal la prolifération ne cesse qu'avec la fin de l'hôte. Pour lui les divisions sont rapides mais normales; il n'y a pas de divisions atypiques; cependant des cellules bi et polynucléées apparaissent, admet-il, par défaut de formation de la nouvelle membrane; aucun type de division pluripolaire de cellule-géante n'apparaît dans les tissus; toutefois, il peut se produire une fragmentation des noyaux. Parmi les publications qui suivent citons : celle de Riker (1927) qui dans les tumeurs de Tomate ne trouve pas de figures amitotiques nettes, mais observe des figures mitotiques régulières (la caryocinèse est le mode normal de division dans ces tissus; il ne voit pas de cellules multinucléées) et celle de Stapp qui admet le recloisonnement des cellules normales. La même année Winge examine dans un

travail sur *Beta vulgaris*, des tumeurs spontanées, ou obtenues après inoculation, du *Phytomonas tumefaciens*; dans les deux cas il constate une teneur anormalement élevée en chromosomes des noyaux cellulaires, dont le stock passe de 18 (= $2n$) à 36 (soit $4n$) et même davantage . Très souvent, d'après cet auteur, on peut observer des cellules octoploïdes, et exceptionnellement des nombres plus élevés. A côté des régions tissulaires à $4n$ coexistent des régions à $2n$: il admet qu'une réduction du nombre de chromosomes intervient qui ramène à la diploïdie le stock tétraploïde. La tétraploïdie peut expliquer, d'après Winge, la vitalité et la prolifération des cellules; il en fait la cause et non l'effet de la croissance tumorale. Une note de Levine en 1929 confirme son travail antérieur; il observe dans le crown-gall de *Beta vulgaris* des cellules à 18 chromosomes (nombre diploïde normal de l'espèce) et des cellules à 36 chromosomes; beaucoup moins nombreuses sont les cellules où 72 chromosomes sont approximativement vus. Les observations sont identiques pour le crown-gall de *Nicotiana glutinosa*. Les cellules polyploïdes semblent dues au fait que la cellule ne se divise pas après le partage du noyau. Milovidov, en 1930, étudie le chondriome des tumeurs obtenues sur des *Pelargonium* et des cotylédons de *Vicia Faba*; il le trouve identique au chondriome normal et observe en même temps la présence de noyaux polyploïdes dont le nombre de chromosomes n'est pas déterminé. La thèse de Motte (1930) récapitule les faits relatifs aux tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*; de plus l'auteur confirme, à titre personnel "l'existence de noyaux lobés vraisemblablement amitotiques".

Dans une nouvelle étude sur *Beta* et *Nicotiana*, parue en 1931, Levine réaffirme que dans le crown-gall les divisions nucléaires sont normales tandis que le cancer présente des mitoses aberrantes; néanmoins il observe, parmi les cellules diploïdes qui sont les plus nombreuses, des cellules tétraploïdes ou octoploïdes, sans qu'il puisse voir de divisions nucléaires aberrantes. Les noyaux géants semblent dus à la fusion de plusieurs noyaux. La signification de la polyploïdie est, dit-il, obscure. En 1931 le même auteur reprend, dans une importante publication, ces travaux et étudie comparativement les tumeurs animales et végétales du type cancer. Dans les cas du crown-gall, pour les deux exemples étudiés: *Nicotiana* et *Beta*, il confirme dans l'ensemble, ses observations antérieures, et écrit que la tumeur est essentiellement faite d'éléments diploïdes, à côté d'éléments polyploïdes bien moins nombreux. Il indique que les cellules diploïdes se présentent dans la partie jeune indifférenciée ou à la périphérie de la tumeur tandis que les cellules tétraploïdes ou polyploïdes, géantes, en occupent la partie centrale, ou la partie la plus vieille; les cellules de la périphérie de la tumeur restent petites et les stades mitotiques, particulièrement dans les vieilles galles, sont abondants; ces cellules sont uninucléées. Puis les cellules se différencient vers la partie centrale et c'est alors que des cellules avec deux noyaux, tétraploïdes ou polyploïdes, peuvent être observées. Les cellules diploïdes se divisent d'une manière normale; les phases de la mitose se déroulent normalement

et le nombre de chromosomes reste le nombre diploïde normal de l'espèce. Il n'y a pas d'atypies et le fuseau reste toujours bipolaire. La division nucléaire se termine par la division cellulaire mais la nouvelle membrane peut se terminer ou non; dans ce dernier cas on aboutit à la formation de cellules binucléées. Les cellules tétraploïdes ou polyploïdes se divisent normalement et l'auteur peut compter, pas facilement d'ailleurs, le nombre de chromosomes; ces divisions aboutissent aussi à des cellules uni ou binucléées; quant à l'origine de ces noyaux polyploïdes l'auteur écrit à ce sujet que le doublement des chromosomes est plutôt dû à une fusion nucléaire. Nous citerons la phrase suivante de son travail qui résume cette publication très intéressante: je suis amené à la conclusion suivante que le crown-gall est d'abord formé de cellules diploïdes qui, par absence de la division cellulaire et par fusion nucléaire, donnent naissance à des cellules tétraploïdes ou polyploïdes.

Kostoff dans un article de Protoplasma (1933) fait allusion au crown-gall en traitant des tumeurs en général; puis la même année avec Kendall observe dans divers crown-galls, des cellules polyploïdes à côté de cellules diploïdes. Signalons, en 1936, l'article de Riker et Berge pour qui les cellules entourant la masse bactérienne se divisent inégalement; en 1943 celui de Buvat qui étudiant la différenciation dans les tumeurs corticales de Tomate dues au *Phytophthora tumefaciens* ne relève pas d'anomalies mitotiques quand les cellules initiales de la tumeur se divisent; nous-même étudiant, en 1943, des tumeurs âgées de *Pelargonium zonale* et *Helianthus annuus*, n'avions pas dans cette première publication observé, en dehors de gros noyaux, d'anomalies mitotiques. Pour Bernfeld, la même année, les cellules tumorales sont de types variés: allongées, polyédriques, rondes. "Dans le foyer tumoral intra-cortical, on note des groupes de cellules à gros noyau et à membrane mince, formant des masses globuleuses ou circulaires, ou s'infiltrant dans le parenchyme. Ces petites cellules sont souvent accompagnées de grandes cellules claires, et d'éléments ligneux annelés et spiralés". Quant aux figures de mitose il écrit: "les figures de caryocinèse sont peu nombreuses, par contre, on constate un nombre important de divisions amitotiques".

En 1944, dans sa thèse, Buvat étudie accessoirement les anomalies nucléaires produites dans les tumeurs corticales de la Tomate. Il constate que les petites cellules montrent le nombre diploïde de l'espèce, tandis que, dans les grandes cellules des tumeurs âgées, les numérations fournissent des nombres voisins du nombre tétraploïde.

Le travail, si intéressant à tant d'égards, de Ch. Noel (1946) est surtout consacré à l'étude anatomique de ces tumeurs et tout particulièrement aux tumeurs obtenues à partir de zones superficielles de l'organe. Enfin en 1946 Genevès étudiant les tumeurs de Tomate, constate, comme beaucoup d'autres auteurs, la présence de deux catégories de cellules dans ces néo-

formations, mais il en fait deux catégories particulières." Les grandes cellules dérivent au même titre que les petites, de l'évolution de cellules d'abord normales, puis devenues tumorales par incorporation au nodule. Elles ont, en effet, pour origine les cellules du collenchyme cortical modifiées par le voisinage de la tumeur et qui se sont hypertrophiées sans se diviser", mais "tandis qu'elles s'hypertrophiaient sans subir de divisions, les cellules avoisinantes se recloisonnaient sans cesse et les entouraient de cellules de plus en plus petites. Certaines de ces grandes cellules hypertrophiques bordent la tumeur à la périphérie. Les autres sont intranodulaires. Leur répartition en îlots, en chapelets, s'explique si on les considère comme les résidus de ces travées cellulaires qui séparaient les divers modules tumoraux avant leur agglomération en un seul massif". Ces cellules peuvent cependant se recloisonner dans des conditions non déterminées. Nous avons cité plus longuement ce travail car nos conclusions vont se rapprocher de celles de cet auteur, sans que nous ayons eu connaissance auparavant de cette publication et que nous y arrivions par des moyens différents.

L'étude des figures atypiques s'il s'en présentait, de leur mécanisme, de leur devenir était à reprendre; les relations entre la cellule tumorale et la cellule normale parenchymateuse voisine n'étaient pas encore tranchées nettement, la nature cancéreuse de ces néo-formations non encore résolue, autant de questions qui nous ont amené à reprendre cette étude sur plusieurs types de crown-gall.

I.- ETUDE DES TUMEURS À PHYTOMONAS TUMEFACIENS S.T. de VICIA FABA L.

Il n'est pas, à notre connaissance, d'auteur qui ait cherché à obtenir expérimentalement la formation de tumeurs caulinaires à *Phytomonas tumefaciens* sur *Vicia faba* L. (I) matériel qui paraissait favorable par sa facile culture, sa tige peu lignifiée, son noyau réticulé bien connu et le faible nombre de ses chromosomes ($2n=12$). Nous avons donc expérimenté sur cet objet.

Les expériences sont menées en serre ($t^{\circ}= 18$ à 20°) sur de nombreux pots dans lesquels les graines ont été mises directement à germer; trois semaines à un mois plus tard les tiges sont dressées et suffisamment rigides pour être inoculées. On prélève alors aseptiquement, à l'aide d'une aiguille terminant une baguette de verre, un fragment de la culture. L'aiguille ainsi souillée de germes bactériens est alors enfoncée dans la tige, et traverse les tissus jusqu'à la lacune centrale; on ne fait, en général, qu'une seule pique, mais nettement marquée, en laissant même un peu de la culture à l'extérieur, tout autour de l'ouverture. Les piqures ont lieu dans le dernier entre-nœud, si celui-ci

(I) Milovidov a cependant obtenu des tumeurs sur des cotylédons de *V. Faba*.

est développé, ou dans l'avant-dernier entre-noeud si le dernier est trop court. Pour éviter les complications possibles dues au voisinage des pétioles, les piqures se situent exactement entre les deux noeuds correspondant à l'entre-noeud traité. Quelques tiges de *Vicia Faba*, piquées avec une aiguille stérile, serviront de témoins: elles ne développeront rien extérieurement.

1° DESCRIPTION DE LA TUMEUR

Sur les tiges traitées par le *Phytomonas tumefaciens* se forme, au bout d'une semaine environ, parfois moins, tout autour du canal d'inoculation, un léger bourrelet saillant; dans les jours qui suivent, ce bourrelet s'accroît, se développe et il apparaît enfin des sortes d'excroissances plus ou moins bien marquées, parfois légèrement mammelonnées, étendues souvent dans le même sens que la tige. Par la suite, quinze jours à trois semaines après, s'observent des renflements plus importants, à surface irrégulière, pourvus de crêtes ou de mammelons et qui font nettement saillie sur la tige. La tumeur est alors de la grosseur d'un pois. Elle pourra augmenter de volume mais n'atteindra jamais les dimensions extraordinaires des tumeurs classiques de *Pelargonium zonale*. Il se peut que la plante cultivée en serre, de vie relativement courte, herbacée de structure, ne permette pas l'obtention de pareilles tumeurs. A noter que ces plantes ont continué à prospérer malgré la ou les tumeurs qu'elles portaient: elles ont même fleuri et fructifié.

2° LA TIGE NORMALE.

La section de la tige normale est quadrangulaire. L'épiderme recouvre un parenchyme cortical peu développé, aux cellules arrondies avec des méats auquel succèdent les faisceaux libéro-ligneux, disposés parallèlement aux quatre côtés de la tige. Ces faisceaux libéro-ligneux très nombreux, et isolés pratiquement les uns des autres présentent tous des formations secondaires. La moelle, aux grandes cellules parenchymateuses, est creusée d'une lacune d'importance variable; à noter enfin que les quatre coins de la tige sont occupés par un faisceau libéro-ligneux supplémentaire.

3° ETUDE DE LA TUMEUR

a) structure de la tumeur et aspects cytologiques normaux.

Les coupes des premiers stades du développement de la tumeur montrent la trace de la piqure; le canal d'inoculation est large et s'enfonce à travers les divers tissus jusqu'à la lacune axiale. On peut observer déjà des figures de multiplication cellulaire: les noyaux entrent en mitose au moins dans les cellules situées à une certaine distance du bord du canal d'inoculation, car les cellules bordantes, ouvertes ou aplaties,

sont évidemment tuées, du fait de l'introduction de l'aiguille. Les bactéries sont visibles sous forme d'une ou plusieurs masses violettes (au Feulgen), tout particulièrement à l'entrée de la piqure et dans le canal lui-même. Les jours suivants ces processus de multiplication s'accroissent de manière à créer tout autour du canal un tissu de cicatrisation qui finit par l'obstruer. Dans tous les cas les mitoses sont banales: les longs chromosomes de *Vicia Faba* sont nettement visibles, se clivent longitudinalement et se disposent en plaque équatoriale sur un fuseau allongé, avant de se séparer et de reconstituer deux noyaux-fils. Ces noyaux montrent, comme le noyau normal, une charpente réticulée avec des chromocentres et un ou deux (le plus souvent) nucléoles. La structure chromatique n'est donc en rien modifiée; seuls les noyaux des cellules traumatisées sont pycnotiques ou en voie de dégénérescence. Dans ce canal complètement obstrué s'observent de place en place, coincées entre les cellules de cicatrisation, disposées en files perpendiculaires à sa direction, des plages bactériennes étirées, étroites, plus ou moins nombreuses; la cavité de quelques vaisseaux est également obstruée par les bactéries qui forment aussi des masses importantes en bordure de la tumeur en voie de formation. Vers le 10-12^e jour (les réactions sont variables avec les sujets) se remarquent, en dehors de ce tissu de cicatrisation mais à son voisinage, des travées sinueuses formées de cellules plates, rectangulaires, ou encore des plages ou des îlots, de forme plus ou moins irrégulière, disposés entre eux sans ordre bien apparent et composés de six à dix cellules agencées en files. Considérées dans l'ensemble de la tumeur ces formations correspondent à des cordons de cellules en voie de prolifération qui, du cambium normal à la périphérie de la tige engainent irrégulièrement et plus ou moins complètement le tissu cicatriciel. Très souvent cette gaine discontinue est plus développée d'un côté que de l'autre où elle peut être pratiquement inexistante. Dans la moelle s'observent aussi des cordons, mais moins nombreux et moins nets, en relation probable avec le fait que les bactéries pénètrent peu dans la moelle au moment de l'inoculation, la plupart demeurant à la surface de la tige et dans la zone corticale d'inoculation. Ces plages ou cordons sont en parfaite continuité avec les cellules corticales voisines: on ne constate, en effet, aucun phénomène d'écrasement de ces cellules; les cellules qui les constituent se forment donc à partir des cellules corticales préexistantes qui se divisent et engendrent ces cellules aplaties, caractéristiques, d'allure cambiale; dans des stades plus âgés ces plages ou cordons vont gagner d'importance à la fois de deux manières: d'abord des cellules corticales voisines peuvent se diviser à leur tour créant, au bout d'un certain temps, de nouveaux cordons qui s'adjoindront aux premiers; ensuite et surtout, les cellules de ces plages se multiplient elles-mêmes; de nombreuses divisions sont visibles qui ajoutent sans cesse d'autres cellules aux cellules antérieurement formées; aussi les tumeurs âgées sont-elles constituées presque uniquement par ces cellules de petite taille, néoformées à partir des cellules corticales. Il semble d'ailleurs que, dans les tumeurs les plus âgées, l'intensité de multiplication baisse et que les cellules s'agrandissent et se différencient plus ou moins.

A noter que des vaisseaux se développent dans cette néoformation, abondants quand elle est âgée, et apportant aux cellules en voie de multiplication les aliments nécessaires à leur travail de synthèse, travail intense révélé d'ailleurs par leur richesse en cytoplasme.

La genèse de la tumeur semble donc se faire par transformation des cellules corticales environnant le canal d'ouverture, au-delà de la zone cicatricielle obturant celui-ci; ces cellules se divisent pour donner des cellules de forme cambiale, rectangulaires, qui s'enrichissent en cytoplasme, prolifèrent abondamment, formant ainsi la totalité - ou presque - de la tumeur âgée.

Dans ces cellules les noyaux, de taille semblable, sont tous de structure normale et rappellent le noyau banal. (PL. XVI fig. I). Les mitoses sont nombreuses et se déroulent normalement; les divers stades sont visibles et aucune déviation du mécanisme n'a pu être relevée. (PL. XVI fig. 2). La division de ces cellules qui est à la base de presque toute la tumeur, reste donc normale.

Toutefois en dehors de ces cellules des aspects anormaux se présentent, qui seront étudiés maintenant.

b) les aspects cytologiques anormaux.

Dans les tumeurs encore jeunes, certaines cellules corticales se distinguent des cellules décrites dans le chapitre précédent par leur taille plus élevée que la normale et par les figures nucléaires ou mitotiques qu'elles renferment: des aspects anormaux peuvent, en effet, y être observés.

C'est ainsi que certaines de ces cellules sont pourvues d'un noyau unique mais nettement plus gros que le noyau diploïde normal, aux dimensions doubles et même plus élevées (PLXVI. fig. 3 et 4); ces noyaux renferment de nombreux nucléoles. Plus nombreuses - relativement - sont les cellules binucléées; dans les unes les deux noyaux sont de même taille et de même structure que le noyau normal, mais, pour d'autres, ils sont nettement de dimensions supérieures à la normale. Les cellules qui renferment ces noyaux sont elles-mêmes hypertrophiées par rapport aux cellules corticales voisines et de forme rectangulaire ou quasi-isodiamétrique; elles sont, en général, comme les cellules corticales normales, pauvres en cytoplasme, la vacuole occupant la presque totalité du volume cellulaire.

L'étude des figures mitotiques dans les cellules corticales va permettre d'expliquer ces anomalies. Dans ces cellules les noyaux se divisent; les uns montrent des mitoses normales à la fin desquelles les noyaux-fils se séparent par une membrane; par contre dans d'autres cellules la division normale

jusqu'à la télophase, reste incomplète du fait de la non-formation de la membrane de séparation et donne naissance à une cellule binucléée. On peut voir les deux noyaux allongés, très rapprochés l'un de l'autre, présentant des faces planes en regard, séparés par une plage verte (au vert lumière) très mince qui les débordé de chaque côté. Par la suite ces noyaux s'arrondiront pour prendre une forme normale. Les cellules binucléées existent donc par suite du non-fonctionnement du fuseau de cytokinèse ou phragmoplaste. La cellule est devenue tétraploïde avec deux noyaux diploïdes. Ces noyaux-frères peuvent, dans un certain nombre de cas, fusionner entre eux. Cette possibilité que nous avons admise non sans difficulté, qui reste difficile à démontrer, nous a été suggérée par des aspects particuliers de noyaux tétraploïdes (PL.XVI fig.3 et 4). Ces noyaux, aux dimensions doubles, environ des noyaux ordinaires, et au nombre de nucléoles à peu près double aussi, ne montrent pas un contour régulier mais, au contraire, sont souvent allongés, étirés, plus rarement sub-globuleux, et paraissent formés de deux parties plus ou moins étroitement accolées. Aux extrémités, suivant leur plus grande dimension, on aperçoit une encoche qui peut se poursuivre comme une fente dans le noyau et semble le partager en deux; ou bien ce sont des pointes qui correspondent chacune à une extrémité d'un noyau. Les nucléoles, quelquefois correctement disposés, apparaissent symétriquement placés par rapport au plan d'accolement; enfin ces noyaux se prolongent, de chaque côté, par la masse verte étirée (cytoplasme et fuseau, le premier surtout) qui accompagne toute fin de division. En définitive il s'agit de noyaux qui probablement, en fin de télophase, extrêmement rapprochés l'un de l'autre, prennent contact par leur faces planes - lesquelles, comme on le sait, se regardent en fin de télophase - et fusionnent plus ou moins complètement . Le noyau est alors tétraploïde par fusion de deux noyaux diploïdes.

Les cellules binucléées peuvent entrer, à leur tour en mitose. Les noyaux-frères peuvent montrer, tous les deux, à la fois, les processus prophasiques ou bien l'un d'eux seulement, l'autre restant quiescent. Les mitoses se déroulent normalement, mais parfois avec un certain décalage; l'un des noyaux est encore en métaphase ou en fin de prophase alors que l'autre poursuit son anaphase (mais peut-être les moments de départ en mitose sont-ils décalés). Ces mitoses normales engendrent quatre noyaux-fils; la cellule sera tétranucléée et octoploïde, mais ces noyaux peuvent aussi fusionner pour donner deux noyaux tétraploïdes ou un seul octoploïde; c'est ainsi que nous avons pu observer un noyau présentant quatre "cornes" qui semblent bien correspondre chacune à un noyau diploïde (PL.XVI fig.5) : les quatre noyaux-frères ont certainement fusionné à la fin de la télophase.

Le noyau tétraploïde peut à son tour se diviser et après une prophase normale former un fuseau dans le plan équatorial duquel viendront se fixer les chromatides appariés (PL.XVI fig.7) L'anaphase qui suit est normale (PL.XVI fig.8); les noyaux-fils se reconstituent mais encore une fois la membrane peut ne pas se former et la cellule devient octoploïde avec deux noyaux tétraploïdes;

ces deux noyaux peuvent, comme précédemment les noyaux diploïdes, fusionner et donner une cellule renfermant un seul noyau octoploïde (PL XVI fig.9).

Il semble que ces phénomènes puissent se dérouler encore une fois aboutissant à des noyaux hexadécaploïdes ($16n$), beaucoup plus rares que les noyaux tétraploïdes et octoploïdes (PL.XVI fig.6).

A côté de ces perturbations qui n'intéressent que le mécanisme de cytotinèse s'observent des figures plus anormales. On voit, par exemple, des chromosomes, certains scindés en chromatides, groupés en un amas confus, irrégulier, dense, suivant un plan qui paraît correspondre au plan équatorial; le fuseau est encore visible mais peut-être de forme inhabituelle. Ces aspects, représentés par les figures II et I3 PL.XVI correspondant probablement à des métaphases anormales. Dans la plupart des cas ces métaphases anormales sont suivies, semble-t-il, d'anaphases atypiques dans lesquelles les chromosomes s'étaient sur le fuseau d'une manière désordonnée comme le montrent les figures 20, I4, I5, I8 PL.XVI. La dispersion tout du long d'un appareil fusorial plus ou moins mal formé, de chromosomes, dans des positions quelconques, montre nettement son non-fonctionnement et peut-être aussi celui du centromère. Les phénomènes de catachromase se poursuivent in situ et le noyau de restitution est polyploïde. Il arrive, d'autres fois, que ces processus télophasiques s'exercent directement sur la figure d'allure métaphasique: la télophase suit directement la métaphase comme paraît le montrer la figure I3 PL.XVI.

Dans d'autres cellules s'aperçoivent des amas chromosomiques qui en occupent presque tout le volume; ces figures rappellent des anaphases irrégulières avec dispersion totale des chromosomes (PL.XVI fig. I6 et I7) dans l'aire qui correspond au fuseau car la figure achromatique est probablement absente. Le noyau de restitution englobant l'ensemble sera bien entendu polyploïde.

La formation des noyaux polyploïdes peut se produire du fait de la présence de chromosomes retardataires; des figures télophasiques ont été observées dans lesquelles les deux noyaux-fils, en voie de reconstitution et presque globuleux, restent réunis par des tractus chromosomiques; ces chromosomes retardataires entraînent la constitution d'un noyau-fils, par exemple, tétraploïde (PL.XVI fig.I0).

Dans d'autres aspects les chromosomes agglomérés rappellent par leur ensemble, une fin de prophase dont la figure I2 PL XVI pourrait être le début de la télophase correspondante. On peut croire, en première approximation, avoir affaire à une moitié de télophase, mais les recherches de l'autre moitié se révèlent infructueuses; d'autres figures correspondent à une fin d'anaphase régulière dont les chromosomes subissent in situ les processus de catachromase. Bien d'autres aspects pourraient être décrits.

Bien entendu s'observent des prophases polyploïdes; l'une d'elles, représentée par la figure 19 Pl. XVI correspond à un noyau octoploïde.

Comme on a pu s'en rendre compte par les figures, ces diverses anomalies s'appliquent tout aussi bien à des mitoses diploïdes que polyploïdes; par ces divers processus apparaissent des noyaux à $4n$, $8n$ et même $16n$ chromosomes. Le dérèglement de la mitose est plus ou moins poussé suivant les cas.

Ces aspects nucléaires et mitotiques vraiment curieux et intéressants s'observent dans des cellules corticales plus ou moins éloignées des cordons tumoraux décrits dans le chapitre précédent. Il faut noter dès maintenant que ces cellules anormales sont relativement peu nombreuses et qu'il est nécessaire d'étudier des séries entières de coupes pour retrouver ces divers aspects. Ces cellules font évidemment partie de la tumeur, mais n'en représentent qu'une faible partie.

c) Importance relative des divers types de cellules tumorales.

L'élément essentiel de la tumeur est la cellule d'allure normale qui se multiplie d'une manière classique, laquelle est - comparée aux processus mitotiques anormaux - la plus simple et la plus rapide. Elle est la cellule "dangereuse" car elle se multiplie sans arrêt, se divise sans entraves et constitue plus tard la masse importante, presque totale de la tumeur. Au contraire les cellules dans lesquelles le mécanisme mitotique est dévié et où apparaissent des anomalies prennent en quelque sorte, une voie de garage; après quelques phases anormales leur pouvoir mitotique devient nul; elles ne se divisent plus et ne participent plus à la progression de la masse tumorale. Ces cellules anormales toujours situées à distance des cordons néoplasiques, restent cependant vivantes. Le noyau garde son réticulum chromatique normal et la réaction nucléolaire au Feulgen est positive à son niveau. Nous en reparlerons ultérieurement.

4° HYPOTHESES SUR LA GENÈSE DE LA TUMEUR.

L'agent causal de la tumeur est la bactérie car la simple pique d'une aiguille aseptique n'engendre pas de pareilles formations. Il est probable que dans les premiers jours qui suivent l'inoculation, la plante réagit directement comme elle le ferait à une simple pique. L'obstruction du canal de la pique est une réaction propre à la plante. Pendant ce temps la bactérie transférée d'un milieu de culture favorable à l'intérieur de la plante s'adapte à ce nouveau milieu: elle reste inactive ou à peu près (I). Ce n'est qu'au bout de 5 à 10 jours qu'elle intervient probablement par les produits de son métabolisme. Il a été déjà dit que des îlots bactériens subsistaient de place en place dans le

(I) la perte par mortalité de la bactérie en cours d'adaptation doit être assez grande d'où la nécessité d'une grande quantité de bactéries initialement.

tissu cicatriciel du canal de piqure et dans les vaisseaux, en dehors des masses bactériennes situées en surface de la tumeur. Il se pourrait qu'à partir de ces îlots internes où la bactérie trouverait un milieu peut-être médiocre mais suffisant pour vivre et se multiplier modérément elle puisse diffuser une substance agissante. Ce stimulus agirait sur les cellules les plus voisines pour provoquer leur multiplication tandis qu'à distance il engendrerait des anomalies mitotiques. Ainsi du fait de la distance se produiraient des différences de concentration qui impliqueraient des actions différentes; soit une action excito-mitotique normale, soit une excitation mitotique anormale. Comme l'ensemble des cellules éloignées n'est pas soumis d'une façon permanente, régulière, constante, égale, au stimulus, comme le sont par ex. les cellules d'une racine plongée dans un milieu déterminé, il s'ensuit une grande diversité dans les réactions, comme on a pu le constater plus haut.

L'ensemble des cellules en voie de multiplication normale tend à se déplacer vers l'extérieur, à former une tumeur externe. On n'observe pas ou très peu d'aspect de compression, mais presque toujours les cellules normales et tumorales sont en continuité. Les tissus néo-formés ne s'infiltrant pas dans les tissus anciens en les traumatisant. Au moins dans les stades jeunes et alors pendant un temps limité, les cellules tumorales s'étendent progressivement par transformation des cellules normales voisines, qui se cloisonnent et donnent des cellules capables de se multiplier activement par la suite. Ces cellules vont former la presque totalité de la tumeur et il semble bien qu'elles possèdent alors en propre ce pouvoir de multiplication; les bactéries sont, à ce stade, extrêmement peu nombreuses dans la tumeur et par conséquent très faiblement agissantes, sans rapport avec la densité des mitoses tumorales normales. D'ailleurs les cellules anormales sont, quand on considère la néo-formation dans son ensemble, très peu nombreuses: on peut penser que le stimulus qui les engendre a également tôt disparu. Ces deux faits permettent de croire que l'action bactérienne a cessé mais que la cellule a alors acquis le pouvoir de se multiplier par elle-même.

En définitive l'amas initial de bactéries serait nécessaire au démarrage de la tumeur, puis les cellules tumorales néoformées produiraient elles-mêmes cette substance hypothétique qui les ferait se diviser; elles se multiplieraient alors activement et transmettraient aux cellules-filles ce pouvoir mito-excitateur. La division de ces cellules pourrait être, du moins théoriquement, indéfinie.

Notons que les figures mitotiques anormales observées dans ces tumeurs ne sont pas sans rappeler les figures engendrées par le paraaichlorobenzène (cellules binucléées) ou la colchicine (déviation intéressant les chromosomes et le fuseau) dans des méristèmes de racine. On en reparlera ultérieurement en

comparant ces tumeurs aux tumeurs cancéreuses de l'Homme et des Animaux.

II - TUMEURS de PELARGONIUM ZONALE L'Hérit

Le Pelargonium zonale est une des plantes connues comme réagissant avec le maximum d'intensité au *Phytophthora tumefaciens*. On obtient à partir des tiges, par ex., des tumeurs particulièrement volumineuses et qui paraissent s'accroître sans arrêt. (PL.XV fig.20). Ces tumeurs ont été maintes fois décrites et nous redirons avec Magrou qu'elles arrivent à former " d'énormes masses blanchâtres, irrégulières, mamelonnées, pouvant atteindre la grosseur d'une noix ou d'un oeuf de pigeon". Ces tumeurs peuvent s'altérer par la suite, et, dit toujours le même auteur, "en même temps l'on voyait dépérir les rameaux qui les portaient et parfois la plante succombait tout entière".

Nous avons procédé sur le Pelargonium zonale à divers essais d'inoculations qui seront maintenant décrits.

a) résultats de diverses inoculations.

Les pieds de Pelargonium zonale sont pris encore jeunes, en bon état végétatif, et les inoculations faites dans le dernier entre-noeud, ou près du bourgeon terminal, avec des cultures âgées de 24-48 heures. La piqure ne dépasse pas le bois qui forme une sorte de gaine discontinue tout autour de la tige. Au bout de 6-8 jours les tumeurs, quand la culture est virulente, apparaissent comme un léger renflement qui soulève la partie corticale de la tige; ce renflement fait place à un bourrelet qui transforme l'ouverture de la piqure en cratère, enfin c'est un soulèvement irrégulier qui apparaît, se précise de jour en jour et arrive à la tumeur mamelonnée de la grosseur d'un pois qui pourra croître quelques mois encore pour atteindre, comme on l'a dit plus haut, la taille d'une noix ou d'un oeuf de pigeon. A un moment donné cette tumeur se dessèche et meurt; les feuilles et même le rameau voisin peuvent aussi se dessécher et mourir, mais, dans nos expériences, malgré la tumeur, la plante se développe normalement, poursuit sa croissance et porte même des fleurs.

L'inoculation du *Phytophthora tumefaciens* au niveau d'un bourgeon axillaire entraîne le développement, sur la tumeur elle-même, de feuilles atypiques ou de format réduit, ou même, comme nous avons eu l'occasion de le voir dans un cas, d'une fleur aberrante teinte en rouge comme la fleur normale du pied. Par ailleurs l'une de nos tumeurs placée dans un entre-noeud, à égale distance d'aisselles foliaires, s'est révélée capable de former des feuilles de format réduit mais de forme normale, rappelant la feuille de Pelargonium zonale; elle n'était pas rudimentaire mais seulement réduite. Il semble donc qu'il ne soit pas nécessaire d'inoculer à l'aisselle d'une feuille pour obtenir des organes réduits; on peut penser cependant que dans ce cas la piqure a touché un bour-

geon dormant qui s'est développé comme le ferait un bourgeon axillaire, en produisant des néo-formations morphologiques.

Il nous reste à décrire une dernière série d'expériences faite toujours sur *Pelargonium zonale*, l'inoculation ayant lieu dans le bourgeon terminal, avec une seule pique. L'emplacement particulier de la pique va permettre la formation de métastases que nous n'avons jamais obtenues en dehors de ce cas. Au bout d'un mois, ou d'un mois et demi, des tumeurs bien formées, trois ou quatre environ, apparaissent, situées sur une même génératrice de la tige, à faible distance l'une de l'autre. Il semble bien que l'espacement de ces tumeurs est dû, pour une part, à ce que la pique introduit une grosse masse bactérienne qui s'étale plus ou moins dans la région méristématique; pour une autre part, à ce que cette région est une région de multiplication et de croissance. La multiplication cellulaire normale fragmente en foyers la masse bactérienne et les englobe; ceux-ci s'élèvent et il s'ensuit que les tumeurs apparaissent à distance les unes des autres. Il est, en effet, frappant que ces tumeurs se placent le long d'une même génératrice; s'il y avait formation de vraies métastases l'apparition des tumeurs secondaires devrait se faire au moins dans quelques cas, à des emplacements divers pouvant même être opposés.

Le fait que ces métastases dans des travaux récents aient pu être cultivées en culture pure, sans bactéries et aient donné toujours des tissus du type crown-gall ne signifie pas qu'il y ait métastase au sens du mot tel qu'il est défini par les cancérologistes. Il est probable, comme nous l'avons indiqué pour *Vicia faba*, que la cellule active se multiplie grâce à une substance excito-mitotique qu'elle sécrète et qu'elle peut transmettre aux cellules-filles. La bactérie a donné le choc initial, la cellule atteinte est devenue capable de se multiplier par elle-même et par conséquent les cellules métastasiques, quoique dépourvues de bactéries continuent à se diviser, en conservant le type crown-gall.

b) aspects cytologiques.

Les aspects cytologiques de ces tumeurs de *Pelargonium zonale* vont rappeler ceux de l'exemple précédent. Les parties les plus actives (PL.XV fig. 21) sont formées de cellules de petite taille, bien pourvues en cytoplasme et qui se multiplient activement. Les divisions sont normales pour la grande majorité d'entre elles et les stades successifs se déroulent suivant les processus habituels. Le fuseau de cytokinèse fonctionne normalement et l'on voit apparaître la plaque cellulaire nouvelle dans son plan équatorial. Ces cellules forment des travées nombreuses, des sortes de cordons de longueur et de largeur variable, droits ou sinueux. Il est probable que tous ces éléments s'associent en un vaste réticulum emprisonnant dans ses mailles des cellules plus grandes provenant de la différenciation des petites cellules, ou appartenant à l'écorce normale, ou encore celles présentant des

anomalies nucléaires. Il faut, comme toujours, noter que les cellules atypiques s'observent tout particulièrement en bordure de la tumeur, mais on en trouve davantage dans la masse tumorale elle-même que dans l'exemple précédent.

Les anomalies nucléaires et mitotiques déjà observées chez *Vicia faba* se retrouvent ici; nous les résumerons brièvement: cellules binucléées, avec deux noyaux diploïdes ou tétraploïdes, moins nombreuses semble-t-il; gros noyaux tétraploïdes dont la forme et le contour font penser à une origine par fusion de deux noyaux diploïdes, avec nucléoles plus nombreux; gros noyaux octoploïdes aux formes bizarres, dus probablement à des fusions nucléaires seulement. Les figures de mitose montrent: des prophases à $2n$, $4n$ et même $8n$ chromosomes; des métaphases et anaphases tétraploïdes avec fuseau, des télophases diploïdes mais sans plaque cellulaire nouvelle alors que les noyaux sont reconstitués; des télophases tétraploïdes, etc. On peut voir des figures constituées par des amas de chromosomes nombreux, et dispersés dans une aire cellulaire sans fuseau nettement apparent. Tous ces aspects aboutissent à des noyaux polyploïdes.

Ces figures sont comme toujours les moins nombreuses et de beaucoup. L'élément essentiel de la tumeur est la cellule normale, qui se multiplie par les moyens les plus simples et les plus rapides; les autres cellules quittent la voie normale et peuvent même dégénérer, devenir pycnotiques. Ces cellules atypiques sont plus ou moins riches en cytoplasme.

Le chondriome dans l'ensemble montre, à côté de grains, de plus nombreux filaments; ceux-ci, plutôt courts et fins, sont les uns droits, les autres en arc largement ouvert; certains, plus longs, s'enroulent en crochet à leur extrémité.

Les plastes relativement peu nombreux sont de petite taille et de forme circulaire; ce sont des amyloplastes; ils s'observent surtout dans les cellules différenciées.

En résumé les aspects cytologiques montrent que, comme dans le cas précédent, la cellule tumorale est une cellule normale en apparence et dont la principale propriété acquise est celle d'une multiplication qui semble sans arrêt. Les cellules aberrantes sont des cellules sans vitalité ou à vitalité amoindrie.

III.- TUMEURS d'HELIANTHUS ANNUUS L.

a) obtention de la tumeur

Les graines d'*Helianthus annuus* L. sont mises à germer directement en pots et donnent, environ 15 jours après, en serre, des axes hypocotylés d'une dizaine de cm de haut et d'environ 3mm de diamètre. Ces hypocotyles, de couleur rougeâtre, sont surmontés de cotylédons verts, recouverts parfois encore de leur tégument noir.

L'inoculation est faite, en dessous du point d'insertion des cotylédons avec des cultures de *Phytophthora tumefaciens* âgées de 24 heures. Au bout de 4 à 5 jours, au niveau de la piqure, s'observe déjà comme un bourrelet circulaire; puis un soulèvement plus net apparaît, enfin vers le 18^e ou 20^e jour les tumeurs, nettement visibles, d'importance variable, rappellent par leur aspect général les tumeurs de *Vicia faba*; elles sont peut être plus irrégulières en surface et peuvent largement dépasser en grosseur le calibre de l'axe hypocotylé.

Quelques axes hypocotylés piqués avec une aiguille stérile servent de témoins : ils ne développeront aucune tumeur.

b) technique

La déshydratation et l'inclusion de cette tumeur se sont montrées très délicates; leur passage dans la paraffine les amenait à un état de contraction tel que nous dûmes surveiller de très près ces opérations. Il a fallu en particulier, s'assurer de la saturation absolue en paraffine des mélanges à froid et à chaud de paraffine-toluène; le passage des tumeurs dans ces bains pouvait alors durer jusqu'à 24 heures (en moyenne 12 à 15h. suffisent). Déjà bien imbibées de paraffine ces dernières restaient seulement 6 heures dans la paraffine pure, celle-ci étant changée après un premier passage de 3 heures.

c) étude de la tumeur.

La tumeur se développe comme celle de *Vicia faba* et montre des aspects analogues: formation d'un tissu cicatriciel, puis apparition de nodules qui progressent sans arrêt par multiplication de leurs cellules; le tissu cicatriciel lui-même finit par disparaître après avoir engendré aussi des masses néoplasiques. Les cellules tumorales de petite taille se multiplient activement et dans les tumeurs âgées leur nombre est considérable; toutes possèdent un noyau de dimensions et de structure normale; les mitoses sont banales. Cette tumeur âgée qui continue à proliférer semble absolument n'être formée que de cellules normales. Mais, l'observation de tumeurs plus jeunes révèle, de ci, de là, quelques anomalies nucléaires ou mitotiques qui rappellent celles de *Vicia faba*. C'est ainsi que de grandes cellules possèdent un très gros noyau, aux dimensions doubles environ des noyaux normaux; que d'autres renferment deux noyaux; des noyaux en fin de télophase sont tellement rapprochés que leur fusion ultérieure est rendue possible; des prophases de grande taille, tétraploïdes, des amas chromosomiques étalés dans les cellules, des noyaux télophasiques contractés, sombres, sont également visibles. Ces anomalies sont donc en tout point comparables à celles observées chez *Vicia faba*, mais on doit noter ici une différence essentielle. Alors que chez *Vicia faba*, ces anomalies sont relativement nombreuses, elles deviennent rares dans ces tumeurs d'axe hypocotylé d'*Helianthus annuus* et sont, par conséquent, beaucoup moins apparentes; de plus, elles ne paraissent pas atteindre, ou très rarement, le degré de polyploïdie observé chez *Vicia faba*.

Ces anomalies passent facilement inaperçues dans les tumeurs âgées où vu leur rareté, elles disparaissent pratiquement parmi les cellules tumorales actives, qui constituent presque toute, on pourrait dire toute, la masse tumorale. La multiplication de ces dernières reste l'élément important de la formation de la tumeur.

En définitive, ici comme chez *Vicia faba*, ce sont les cellules pourvues d'un noyau normal, au moins en apparence, qui constituent les éléments essentiels de la tumeur, qui lui assurent sa vitalité et concourent à sa croissance. On n'observe pas non plus de phénomènes de compression à leur contact avec les cellules voisines, aspects qui pourraient faire croire à une infiltration des cellules néo-formées. A noter enfin que la vascularisation est très poussée. Les vaisseaux néo-formés, nombreux envahissent en grande partie la tumeur, permettant l'arrivée intensive des substances nutritives nécessaires aux cellules qui se multiplient, au moins théoriquement, sans arrêt.

Le chondriome des cellules tumorales paraît identique à celui des cellules normales; il est formé essentiellement de grains soit isolés soit groupés par plages ou bien disposés en files de deux ou trois; les éléments allongés, des batonnets courts et droits, sont rares; quant aux plastes ils ne s'observent que dans les cellules corticales; les cellules néo-formées n'en possèdent pas, au moins à l'état actif. Bien entendu les cellules tumorales d'allure cambiale sont riches en cytoplasme et en mitochondries; par ailleurs les cellules corticales comprises dans la tumeur renferment davantage de matière vivante et de chondriosomes que les cellules normales. Celles-ci, dans la région opposée à la tumeur par ex., sont pauvres en cytoplasme, localisé seulement à la périphérie de la cellule.

Il est curieux de noter que dans les préparations au Nawashin les cellules renferment des éléments granuleux en tout point semblables aux mitochondries et qui en sont probablement. Le chondriome se serait conservé.

IV.- TUMEURS de CHRYSANTHEMUM FRUTESCENS L.

a) obtention de la tumeur

Les pieds de *Chrysanthemum frutescens* atteignent 20 à 25 cm de hauteur quand ils sont inoculés avec le *Phytophthora tumefaciens*. La souche utilisée dans cette expérience est différente de celle ayant servi dans les séries précédentes pour lesquelles elle n'est pas pathogène. Les tiges inoculées sont ligneuses, de petit calibre et portent des feuilles espacées.

L'apparition des tumeurs, leur aspect sont en tout point identiques aux descriptions déjà faites; toutefois elles

se développent moins rapidement que celles du *Pelargonium zonale* ou de l'*Helianthus annuus* par ex., mais elles peuvent atteindre cependant de belles dimensions. Les plantes n'ont montré aucun cas de cachexie, se sont très bien développées et ont porté des fleurs.

b) étude de la tumeur

La coupe va montrer des aspects analogues à ceux déjà vus dans les tumeurs précédentes. À côté de la cellule qui se divise par mitose et qui construit la tumeur, des figures anormales sont visibles: gros noyaux, cellules binucléées, figures chromosomiques anormales. C'est ainsi que l'on rencontre, à côté de figures banales d'anaphase, des figures anormales d'allure anaphasique; dans les premières les chromosomes se placent en bon ordre sur le fuseau dont les stries longitudinales dues à la fixation sont nettement visibles; dans les secondes on ne peut observer cette même striation dans un pseudo-fuseau qui semble plutôt englober les chromosomes dans une aire mal définie; peut-être même n'y avait-il pas eu de métaphase classique. Dans une cellule binucléée l'on peut voir l'un des noyaux en prophase, l'autre encore à l'état de repos; la cellule voisine montre des amas télphasiques presque séparés, mais très voisins, réunis par des tractus chromosomiques qui vont sur un fuseau également mal délimité, reconstituer un noyau tétraploïde; dans d'autres cellules enfin, les deux noyaux-fils télphasiques reconstitués montrent entre eux, non pas un phragmoplaste, mais une masse de forme quelconque qui doit correspondre au fuseau. Ces anomalies nucléaires et mitotiques sont encore une fois très peu nombreuses et passent facilement inaperçues à travers le nombre élevé des cellules qui constituent la tumeur âgée.

L'étude des tumeurs âgées a montré des faits intéressants. Il s'est créé comme dans toutes les tumeurs des cordons néoplasiques dont les cellules d'allure caractéristique, prolifèrent sans arrêt. Ces nodules néoplasiques se multiplient activement par mitose, mais montrent quelques anomalies mitotiques pouvant conduire à la tétraploïdie (il ne semble pas que ce stade soit dépassé); de plus les cellules placées en bordure de ces îlots, autrement dit les cellules les plus externes du foyer, peuvent se différencier, atteindre une grande taille et cesser de se diviser. Il en résulte une diminution de l'intensité mitotique d'ensemble, ce que l'on a constaté déjà morphologiquement. Enfin, s'observent aussi des zones dans lesquelles les cellules paraissent abimées; le cytoplasme est grumeleux, les membranes mal colorées; ce sont probablement des zones de nécrose. Il y a bien entendu interpénétration de toutes ces zones.

Cette tumeur se révèle enfin riche en tanin. Les cellules à tanin sont surtout, semble-t-il, des cellules différenciées ou des cellules d'origine corticale; les cellules proliférantes n'en renferment pas. On voit peu de mitoses dans ces cellules comme on pouvait s'y attendre; nous avons aperçu une fois cependant une anaphase. Le nombre de cellules remplies de précipités de tanin est élevé et la tumeur en apparaît bourrée.

Il peut se présenter des phénomènes de compression mais en quelque sorte secondaires, tardifs, à un moment où la tumeur, proliférant activement par certaines zones, butte contre d'autres zones plus externes se multipliant moins intensément. Il faut en effet penser que la masse tumorale tend à aller vers l'extérieur, seule voie libre pour sa croissance. Si une zone tumorale interne est placée derrière une autre zone à développement plus lent il y aura plus ou moins écrasement des cellules, ce qui ne veut pas dire infiltration.

Le chondriome présente à peu près partout le même aspect; grains et batonnets très courts et fins. A noter enfin la présence dans l'écorce, de canaux sécréteurs dont on reconnaît bien les cellules sécrétrices disposées en cercle autour de la cavité tubulaire où se déverse le produit de la sécrétion.

V. - TUMEURS de CHRYSANTHEMUM SEGETUM L.

Les tumeurs de *Chrysanthemum segetum* provoquées expérimentalement dans les mêmes conditions que les tumeurs de *Chrysanthemum frutescens* se développent d'une manière analogue, c'est-à-dire lentement. Malgré ces tumeurs, qui sont de teinte brunâtre, les plantes sont en bon état et fleurissent.

L'aspect général du tissu tumoral rappelle, à beaucoup de points de vue, celui de *Chrysanthemum frutescens*. On y retrouve quelques cellules atypiques au milieu de cellules normales qui se multiplient par voie mitotique habituelle et qui constituent la totalité, peut-on dire, de la tumeur. Dans quelques coupes le tissu tumoral forme une sorte de front qui repousse devant lui les cellules corticales préexistantes toujours en continuité mais écrasées. Cet aspect d'écrasement ou plutôt d'exfoliation s'observe seulement dans les tumeurs âgées mais pas dans les tumeurs jeunes.

Le chondriome est identique partout: ce sont surtout des mitochondries encore assez grosses, et beaucoup plus rarement des batonnets grêles et plutôt courts. On n'observe des plastes que dans des cellules corticales mais pas dans les cellules tumorales, à l'état actif du moins.

VI. - TUMEURS de SOLANUM LYCOPERSICUM L.

Les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* de *Solanum Lycopersicum* ont été rapidement étudiées et montrent, comme les autres tumeurs, des régions néoplasiques, d'intense prolifération, au contact de régions à grandes cellules corticales; certaines de ces dernières montrent des aspects nucléaires anormaux: gros noyaux polyploïdes, fusions nucléaires et cellules binucléées. Les autres cellules néoplasiques se multiplient par mitoses normales.

Ces tumeurs présentent donc des aspects analogues à ceux des tumeurs précédentes.

VII.- TUMEURS de PELARGONIUM ODORATISSIMUM Soland.

Ce "Géranium", bien connu pour ses poils sécréteurs, réagit positivement aux piqûres, comme le *Pelargonium zonale*; les masses tumorales peuvent être importantes, mammelonnées, irrégulières. Les aspects anatomiques et cytologiques ne présentent rien de bien particulier par rapport aux autres tumeurs étudiées. A noter cependant le grand développement des éléments lignifiés et la grande richesse en tanin de la tumeur, richesse qui peut gêner l'observation cytologique.

APERÇU GENERAL SUR LES TUMEURS A PHYTOMONAS TUMEFACIENS.

Les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* sont des tumeurs bactériennes, qui rappellent par leur morphologie certains cancers humains ou animaux, en particulier les épithéliomas en "encou-fleur" de la peau. Ces tumeurs se développent aux dépens de la plante qui les porte et qui leur fournit les éléments nutritifs nécessaires. Cependant la plante ne subit que rarement les effets de ce parasitisme: dans nos expériences, par ex. aucun cas de cachexie ne s'est présenté et les plantes se sont toujours bien développées, fleurissant même normalement. Ces tumeurs permettent donc à la plante de vivre dans des conditions normales si, bien entendu, elle-même trouve dans le milieu les aliments nécessaires.

Au point de vue histologique et cytologique ces tumeurs comprennent deux sortes de cellules:

- les unes, de petite taille et associées en travées sinueuses ou en plages, proviennent de cellules corticales remaniées et se divisent par mitose. Théoriquement du moins cette multiplication peut être indéfinie. Ce sont ces cellules qui formeront la presque totalité de la tumeur.
- les autres sont des cellules corticales dont le noyau se divise d'une manière atypique et donne, à des degrés divers, des anomalies mitotiques, aboutissant à la polyploidie. Il est possible que les cellules de la première catégorie puissent quelquefois, déviées de leur cours normal, engendrer des anomalies analogues mais le fait doit être rare.

L'anomalie la plus simple consiste en la suppression du fuseau de cytokinèse entraînant la formation de cellules binucléées (avec deux noyaux diploïdes ou tétraploïdes ou octoploïdes). Par la suite les noyaux peuvent fusionner entre eux et engendrer des noyaux à $4n$, $8n$ et même $16n$ chromosomes; les figures chromosomiques peuvent être anormales: fuseau non strié après fixation, chromosomes éparpillés tout du long de cet appareil; enfin celui-ci n'est plus visible et les chromosomes se dispersent dans l'aire cellulaire qui lui correspond. Il y a de

nombreuses variations dans les aspects montrés par ces figures. On sent que l'agent causal n'agit pas partout avec la même force, de la même façon. Mais, et c'est là un fait essentiel, lorsqu'on considère l'ensemble de la tumeur, ces anomalies sont peu nombreuses, au point que des tumeurs âgées ne paraissent pas en renfermer. La tumeur est alors formée presque uniquement de cellules de petite taille qui se multiplient activement par voie de mitose; ces cellules pouvant à leur tour se différencier plus ou moins et s'agrandir; elles cessent alors, comme il est normal, toute division.

Au point de vue de la genèse de ces tumeurs les bactéries jouent un rôle essentiel puisque toute piqure faite sans elles n'aboutit à rien. Mais la quantité de bactéries ayant pénétré dans la piqure est relativement faible, et par la suite, dans les tumeurs âgées, on ne peut que constater leur disparition presque totale; on dirait même totale si Magrou n'avait pu, à partir de ces tumeurs âgées, obtenir des cultures de *Phytomonas tumefaciens*. Il faut signaler ici les recherches récentes de White et de Braun qui auraient obtenu des tumeurs secondaires dépourvues de bactéries et qui gardent en culture de tissu les caractères anarchiques de la tumeur; malgré de nombreux essais, les auteurs ne purent isoler de ces cultures de nouvelles souches de *Phytomonas tumefaciens*; de plus des fragments de la culture inoculés à des plants sains engendrent de nouveau un crown-gall qui ne donne pas, non plus, de cultures de *Phytomonas tumefaciens*. Les tumeurs sont libres de toute bactérie et la cellule du crown-gall serait, d'après ces auteurs, une cellule maligne qui garderait cette propriété nouvelle par devers elle. De plus Braun, dans d'autres expériences, arrive, à la suite d'un traitement par la chaleur, à tuer la bactérie sans tuer la plante, mais il faut cependant laisser à la bactérie le temps d'agir sur les cellules. Alors après un temps de latence relativement court (de 36 heures à 4 jours), la plante est capable d'engendrer une tumeur. Ces faits, confirmés ultérieurement par White, concordent avec les premiers et paraissent apporter une nouvelle assertion à l'assimilation de la cellule tumorale du crown-gall en vraie cellule maligne. De toutes façons la quantité de bactéries vivant dans la tumeur, même la tumeur primaire, est faible, par conséquent sans rapport avec le développement intense de celle-ci. La cellule tumorale qui se divise par mitose paraît donc avoir acquis cette propriété par elle-même; c'est une nouvelle cellule qui prolifère mais pendant un temps qui n'est que théoriquement indéfini; les tumeurs en réalité se développent moins rapidement au bout d'un certain temps et finissent par s'arrêter de croître. Il faut donc penser que la masse bactérienne initiale est là pour provoquer le démarrage de la tumeur, et que celle-ci une fois en marche, continue, indépendamment de la cause qui l'a engendrée, mais pour un certain temps seulement. L'action bactérienne ne peut être directe; elle est-semble-t-il, due à une substance qui diffuse et agit sur les cellules voisines en provoquant une modification temporaire du métabolisme cellulaire ou qui agit sur le noyau entraînant une modification

temporaire du mécanisme génique: la cellule, ainsi touchée est amenée à synthétiser une substance de multiplication. La cellule est, en quelque sorte, malade et les modifications pathologiques se transmettent de cellule à cellule; ainsi la tumeur s'accroît jusqu'à une sorte de fatigue cellulaire. La cellule cesse alors de se diviser et tend vers la mort; la tumeur se dessèche et se nécrose. Il n'y a pas de retour en arrière.

Nous nous permettrons de rappeler maintenant les travaux de Gautheret et de ses élèves. Gautheret met en évidence dans ses cultures de tissus le phénomène qu'il appelle de l'accoutumance; certaines de ses cultures de tissus (carotte) ne peuvent proliférer activement qu'en présence d'hétéroauxine (le milieu de culture en renferme une concentration égale à 10^{-9}) mais il lui est arrivé de constater que quelques-unes d'entre elles soumises à une concentration d'hétéro-auxine plus élevée égale à 10^{-7} deviennent capables "de se développer d'une manière durable et rapide, même si le milieu ne contient pas d'acide indole-acétique tandis que la prolifération des tissus prélevés sur une plante normale est lente et temporaire en l'absence d'hétéro-auxine". "Les caractères ainsi acquis se maintiennent". Et l'auteur ne peut s'empêcher d'établir un rapprochement entre ces faits et le crown-gall, d'autant que les cultures réalisées à partir soit des métastases du crown-gall soit des tissus présentant le phénomène d'accoutumance montrent de pareilles modifications anatomiques (en particulier ces cultures sont friables et translucides). Ce savant écrit "Etant donné que l'on sait avec certitude que le *Phytomonas* sécrète de l'acide indole-acétique qui s'accumule dans le crown-gall, il est même permis de penser que la cancérisation des tissus observée par White et Braun sous l'influence du *Phytomonas* résulterait de l'action de l'hétéro-auxine sécrétée par la bactérie et serait identique au processus d'accoutumance à l'acide indole-acétique que nous avons mis en évidence pour la première fois avec les tissus de Carotte et qui a été retrouvé depuis dans le cas de la Scorsonère, de la Vigne et de la Vigne-vierge". Cependant pour l'auteur "cette conclusion doit être considérée comme une simple hypothèse". Les travaux ultérieurs de Melle Z. Kulescha sur l'action, en culture de tissus, du *Phytomonas tumefaciens* et de l'hétéro-auxine l'amènent à comparer les formations obtenues, les structures anatomiques des néoformations et leur vitesse de croissance. Elle conclut "ceci nous a conduit à penser que le *Phytomonas* agirait vraisemblablement par l'intermédiaire d'une substance possédant la même activité que l'acide indole-acétique". Le problème n'est pas résolu de savoir si c'est par l'acide indole-acétique qu'agit le *Phytomonas tumefaciens*.

Il n'en reste pas moins que ces faits sont très suggestifs. Nous venons de voir que des concentrations plus élevées en hétéro-auxine agissent, sur les cellules en culture de tissus, pour provoquer leur transformation en cellules qui peuvent se multiplier indépendamment de cette substance; de même la bacté-

rie agit sur les cellules voisines et les transforme: ces cellules, tout en devenant indépendantes de la cause agissante, acquièrent la capacité nouvelle de se multiplier, au moins pendant un certain temps durant lequel se construit la tumeur. La durée limitée de cette action rencontre son homologue dans les cultures qui montrent le phénomène d'accoutumance. Celles-ci présentent, en effet, mais dans très rares cas "une tendance à faire retour à l'état normal; cette tendance se manifeste par une récupération partielle de la sensibilité à l'hétéro-auxine, par un ralentissement de la croissance.... toutefois ce retour vers le type normal n'est jamais complet ni définitif". Nous avons nous-même signalé plus haut que la cellule transformée ne l'était que temporairement, qu'il y avait ralentissement de la croissance et que le retour vers le type normal n'était pas réalisable, mais que la tumeur se desséchait et se nécrosait. Il était intéressant de signaler ce rapprochement qui n'avait pas été fait et qui nous paraît important car il complète l'analogie que l'on peut faire entre le phénomène d'accoutumance à l'hétéro-auxine et l'action du *Phytomonas tumefaciens* sur les cellules.

A côté des cellules tumorales proprement dites se placent les cellules atypiques; celles-ci doivent subir également l'action de cette substance mais dans des conditions différentes; peut-être sont-elles capables de produire en excès cette substance de multiplication: sa concentration trop élevée entraînerait dans la cellule les troubles mitotiques observés. Le métabolisme de ces cellules atypiques est certainement différent de celui des cellules tumorales en voie de multiplication rapide.

En résumé les réactions des diverses plantes au *Phytomonas tumefaciens* montrent une très grande analogie, tant au point de vue morphologique que cytologique et histologique; les parenchymes peuvent réagir avec la même intensité que les zones cambiales et souvent sont pratiquement seuls à l'origine des tumeurs. Par ailleurs on n'a pas observé de cas de cachexie parmi les sujets traités.

Il est remarquable que ces tumeurs s'opposent par leur mécanisme, leur forme, leur structure à toutes les cécidies étudiées précédemment. La cellule atteinte l'est profondément; dans les cécidies elle reste soumise pendant toute la cécidogénèse à l'action du parasite, mais ici, après avoir subi cette action, elle devient indépendante de l'agent causal et se multiplie alors d'une manière autonome.

CHAPITRE VII

VUE D'ENSEMBLE SUR LES CECIDIES

Nous partagerons cette vue d'ensemble en quatre parties :

- 1° Comparaison des divers types de cécidies.
- 2° Définition des cécidies.
- 3° Classification des cécidies.
- 4° La cécidogénèse.

Nous rappellerons que nous avons donné, après l'étude de chaque groupe de cécidies (Acarocécidies, Hémiptérocécidies, etc) un aperçu général sur le groupe lui-même, auquel il sera quelquefois bon de se reporter.

Ière PARTIE

COMPARAISON DES DIVERS TYPES DE CECIDIES

Cette comparaison portera sur la morphologie externe et interne, l'histologie et la cytologie des cécidies.

I° MORPHOLOGIE EXTERNE DES CECIDIES

a) chez les Acariens les formes gallaires appartiennent à des types divers (en doigt de gant, enroulement du limbe, etc) mais correspondent, pour les cécidies étudiées, à des galles ouvertes. Il existe cependant des acarocécidies situées dans la profondeur des tissus, fermées par conséquent, et qui se traduisent extérieurement par des renflements dont la grosseur peut varier.

La morphologie externe de ces galles est toujours la même pour un Acarien donné et une relation existe entre l'agent vecteur et la forme de la cécidie qu'il engendre.

b) chez les Insectes les types gallaires sont des plus variés et vont de formes extrêmement simples à des formes très compliquées affectant parfois des aspects très curieux.

Les Hémiptérocécidies rappellent à ce point de vue, les Acarocécidies; ce sont des enroulements du bord de la feuille, des formes en doigt de gant ou en vessie, des déformations du pétiole, etc; ce sont en même temps des cécidies ouvertes et il arrive

même que le parasite soit extérieur (*Asteroleucanium Massalongoianum*). Les galles de Diptères renferment encore des formes analogues; la galle est due, par exemple, à l'enroulement de la feuille sur son bord, mais cet enroulement, d'allure plus serrée, et aux spires plus nombreuses, paraît plus efficace; à côté s'observent des formes en bourse ou en gousse aux bords étroitement accolés et enfin des formes globuleuses. Les premières sont encore ouvertes par un goulot, une fente tandis que les dernières sont presque entièrement fermées; dans celles-ci le parasite ne communique avec l'extérieur que par un étroit canal, extrêmement fin. Il arrive que le parasite soit externe mais il est alors protégé par une gaine de poils qui lui assurent un rempart efficace (*Mayetiola poae*). On peut remarquer dès maintenant que certaines formes de cécidies (doigt de gant, enroulement du limbe par ex.) se retrouvent aussi bien chez les Acarocécidies, les Hémiptéroécidies et les Diptéroécidies; dans ces trois groupes, dont toutes les cécidies sont ouvertes, s'observent donc des formes analogues. Enfin dans les Hyménoptéroécidies les galles étudiées sont morphologiquement simples mais toujours fermées. Qu'il s'agisse des Tenthredinides ou des Cynipides le parasite, logé à l'intérieur de la cécidie, globuleuse ou allongée ou aplatie, est complètement isolé du milieu extérieur; il sera obligé de percer la paroi gallaire pour se libérer le moment venu. Le parasite est isolé au sein des tissus qu'il crée.

Il semble que les cécidies d'insectes puissent se classer d'après leur aspect morphologique, de la manière suivante. Ce sont, au plus bas degré de l'échelle de simples enroulements du bord du limbe, des déformations pétiolaires; à un degré plus élevé des formes en vessie ou en bourse, s'ouvrant par un goulot étroit, ou bien des formes en gouttière aux bords repliés sur eux-mêmes; le type le plus élevé d'organisation est le type globuleux qui enveloppe totalement ou presque le parasite. On observe dans la succession de ces types à la fois deux caractéristiques. Premièrement le parasite bénéficie d'une protection de plus en plus marquée: d'abord largement ouverte la galle tend à se refermer et finit par isoler totalement le parasite du milieu extérieur, deuxièmement il existe un parallélisme entre le degré d'ouverture de la cécidie et l'insecte vecteur. C'est ainsi que les Hyménoptères engendrent des galles fermées, les Hémiptères des galles ouvertes, tandis que les Diptères montrent à la fois des galles ouvertes et des galles presque fermées (*Oligotrophus Reaumurianus*).

Rappelons que l'on doit à Perris le terme de galloïde qui s'applique aux cécidies ouvertes tandis que l'on réserve celui de galles aux cécidies fermées. Il ~~ne~~ sera reparlé ultérieurement.

Dans tous les cas pour un insecte donné la cécidie qu'il engendre présente une forme précise, toujours la même ou à peu près, atteignant à l'âge adulte, si les conditions sont normales,

une taille déterminée aussi (deux galles engendrées par le même insecte ou par deux insectes de la même espèce donnent dans les mêmes conditions deux galles absolument semblables). Une relation existe toujours entre l'agent vecteur et la forme gallaire.

c) chez les Nématodes les formes gallaires sont moins bien différenciées et rappellent les nodosités de Légumineuses; ces deux types de cécidies présentent entre elles, de grandes ressemblances de forme.

d) les mycécécidies semblent pouvoir se partager en deux groupes. Le premier comprend des cécidies d'un type défini comme l'est celle du *Taphrina aurea*, l'autre englobe les diverses mycécécidies dont la forme variable avec le degré de progression du Champignon, est dite diffuse; par ex. la hernie du Chou. La relation entre l'agent interne et la forme de la cécidie n'est pas ici aussi étroite. Le fait pour la galle d'être diffuse ou définie semble dû à ce que dans le premier cas le mycélium du Champignon (qui continue à progresser) participe à la formation de la galle, tandis que dans le second cas ce n'est qu'un stade du cycle du Champignon (stade reproducteur), qui l'engendre.

e) les bactériocécidies n'ont pas, à proprement parler, de formes spécifiques. On peut confondre sur des racines privées de l'appareil aérien de la plante, les nodosités de Légumineuses et les Nématocécidies entre elles ou avec d'autres types analogues (*Myrica* galle par ex.) Quant à la tumeur du *Phytomonas tumefaciens* sa forme est encore moins bien définie (aspect en chou-fleur) car elle croît dans des directions absolument quelconques, avec des intensités variables.

En résumé les zoocécidies d'Arthropodes et certaines mycécécidies montrent des formes gallaires réellement spécifiques, mais pour les Nématocécidies et les Bactériocécidies d'une part, et certaines mycécécidies d'autre part, les galles ont une forme moins spécifique. Cependant il sera toujours possible, par leur forme diffuse, de distinguer les mycécécidies de ce type, des nodosités de Légumineuses et des Nématocécidies beaucoup plus petites, plus ou moins globuleuses et nettement saillantes. Les nodosités de Légumineuses du fait de leur localisation sur les racines des plantes de cette famille se séparent fort bien des Nématocécidies. Les Nématodes peuvent bien infester les racines de Légumineuses mais on les trouve alors associés aux Bactéries dans la même cécidie.

De l'ensemble de ces faits on peut conclure qu'à chaque agent cécidogène est dévolu un type particulier de galle - de forme définie ou de forme diffuse - qui en définitive, permet de la caractériser facilement. Par ailleurs la cécidie siège pour un parasite donné pratiquement toujours au même endroit (plein limbe, bord du limbe, pétiole, racine, etc); le lieu de dépôt des oeufs ou de pénétration du parasite est donc constant; il y a ce que nous avons appelé l'atavisme de l'agent vecteur.

2° MORPHOLOGIE INTERNE

a) la paroi

Dans toutes les cécidies étudiées les tissus atteints subissent des modifications plus ou moins profondes; il y a, le plus souvent, dédifférenciation des cellules attaquées qui perdent leur forme primitive, ou modification du sens normal de la différenciation de ces cellules, multiplication active autour du parasite et enfin organisation de la cécidie, qui varie avec les groupes zoologiques ou botaniques des agents vecteurs.

I. Dans les cécidies d'Arthropodes la paroi se partage en gros en deux régions :

a) une région interne, riche en cytoplasme, voisine du parasite, qui est appelée, d'une manière générale, tissu nourricier.

b) une région externe, qui va du tissu nourricier à l'épiderme externe de la cécidie.

Suivant les cécidies ces deux régions présentent des aspects différents qu'on envisagera maintenant :

- Dans les formes les plus simples, le tissu nourricier, constitué par 5 ou 6 assises de cellules, y compris l'épiderme, est composé de cellules de petite taille en bordure de la cavité, et qui s'agrandissent légèrement dans les assises les plus externes c'est-à-dire dans une direction centrifuge par rapport au parasite. La région externe, d'épaisseur variable, est toujours constituée de cellules plus grandes, et parfois de beaucoup, que les cellules de la première région. Les limites du tissu nourricier avec le parenchyme voisin ne sont pas nettement tranchées. Il faut noter que ces galles ne possèdent pas de zones de lignification.

Les Acarocécidies, les Hémiptéroécidies montrent ce type simple de structure avec des variantes, somme toute, négligeables.

- Les galles de Diptères montrent ce même type de structure, dans les formes analogues aux Acarocécidies et aux Hémiptéroécidies mais dans les types gallaires mieux fermés se produisent des différenciations très nettes: il apparaît des éléments lignifiés protecteurs qui, placés tout autour du tissu nourricier, l'englobent presque entièrement, s'interrompant seulement au niveau de l'ouverture; les cellules du tissu nourricier peuvent s'hypertrophier fortement et la structure de cette zone est alors inverse de ce qu'elle était dans les galles simples: les cellules s'hypertrophient de la zone lignifiée vers le parasite (*Perrisia fraxini*) c'est-à-dire dans une direction centripète; cependant les cellules qui bordent la cavité gallaire sont toujours épidermiques sauf dans les galles d'*Oligotrophus* où l'épiderme perd tout caractère personnel.

La zone externe est alors formée de cellules plus petites, égales ou un peu plus grandes que les cellules nourricières.

- Dans les Hyménoptéroécidies étudiées, toujours fermées, celles des Tenthredinides montrent une structure anatomique simple encore : tissu nourricier abondant, constitué par des cellules de petite taille, zone externe à grandes cellules, absence de lignifications. Cette structure rappelle celle des Acarocécidies et des Hémiptéroécidies, mais ici la galle est fermée et pourvue presque toujours d'une seule larve; de plus le tissu nourricier n'est pas limité par un épiderme mais s'est formé au sein d'un tissu profondément remanié.

Chez les Cynipides l'organisation gallaire, à la fois très spéciale et remarquablement uniforme, permet de distinguer une loge propre au parasite, différenciée dans les tissus gallaires et comme isolée au sein de ces tissus. Le parasite est placé au centre de la galle dans un tissu nourricier enclos - c'est le cas le plus fréquent - ou non dans une ou deux gaines lignifiées; cet ensemble constitue la "loge gallaire"; celle-ci est enfin entourée d'une zone externe ou cortex. Le tissu nourricier montre des cellules qui augmentent de taille de l'extérieur (c'est-à-dire de la gaine lignifiée) vers l'intérieur (c'est-à-dire vers la cavité gallaire): il n'est pas non plus limité intérieurement par un épiderme. Enfin le reste de la cécidie est formé de cellules semblables ou plus petites ou un peu plus grosses que celles du tissu nourricier. Quand la cécidie est pluriloculaire les loges sont réunies entre elles par un parenchyme fondamental (médullaire le plus souvent) et enrobées par un cortex.

Cette structure n'est pas sans analogie avec celle de certaines Diptéroécidies, mais dans ces dernières la galle est toujours ouverte, quoique d'une manière très discrète (Oligotrophus par ex.) .

2. Les Nématocécidies sont caractérisées par les cellules-géantes dues à la fusion de cellules initiales; ces éléments, uniques dans l'ensemble des cécidies étudiées, constituent le tissu nourricier; elles sont placées tout autour de la partie orale du parasite tandis que des cellules lignifiées ou cellulodiques plus petites se situent au-delà. Cette disposition typique les éloigne de toutes les cécidies précédentes.

3. La mycocécidie étudiée montre une zone particulière qui peut être homologuée à un tissu nourricier participant à la nutrition des ascospores en voie de multiplication et de développement, et une zone plus externe d'allure parenchymateuse. Cette structure les rapproche des Acarocécidies et des Hémiptéroécidies.

4. Les nodosités de Légumineuses s'écartent aussi des

formes décrites plus haut malgré leur structure définie dans laquelle les cellules augmentent progressivement de taille parallèlement à une plus grande abondance d'éléments bactériens; le parasite étant intracellulaire il n'y a pas de tissu nourricier particulier, chaque cellule étant elle-même nourricière.

Enfin le type le plus éloigné des structures envisagées ci-dessus est bien celui des tumeurs à Phytomonas tumefaciens dont la morphologie interne montre une disposition anarchique des éléments. La cellule ayant acquis des propriétés nouvelles devient indépendante, se multiplie sans maintenir de relations, semble-t-il, avec les bactéries; celles-ci, d'ailleurs, se développent faiblement. Il n'y a donc pas de tissu nourricier.

5. En résumé la structure interne de ces cécidies permet de séparer nettement les cécidies d'Arthropodes (auxquelles on peut ajouter la mycocécidie du *Taphrina auraea*) des Nématocécidies d'une part et des Bactériocécidies d'autre part. Dans les cécidies d'Arthropodes, les Acarocécidies et les Hémiptérocécidies présentent de grandes ressemblances entre elles, et avec quelques Diptérocécidies; mais d'autres Diptérocécidies font le passage vers les cécidies de Cynipides. Les Diptérocécidies sont donc intéressantes par leurs rapports avec les autres groupes de cécidies. Les Tenthredinides cependant se rapprochent des Hémiptérocécidies (I).

Dans ces galles d' Arthropodes les structures les plus simples s'observent aussi bien dans les cécidies ouvertes (Acarocécidies, Hémiptérocécidies, Diptérocécidies) que dans les cécidies fermées (Tenthredinides) mais il faut remarquer alors l'absence de lignification, générale à toutes ces galles. Par contre dès qu'apparaissent des gaines lignifiées la structure se modifie et c'est le tissu nourricier qui renferme les plus grandes cellules; il s'agit alors de galles presque fermées (*Oligotrophus Reaumurianus*) ou entièrement fermées comme celles des Cynipides. On peut donc dire, en s'élevant dans les galles d' Arthropodes des cécidies ouvertes aux cécidies fermées, que le tissu nourricier tend à se particulariser de plus en plus et à s'isoler du reste de la paroi par des gaines lignifiées.

La disposition des tissus dans ces galles définit en gros deux types :

- a) la galle sans lignification : tissu nourricier aux petites cellules avec hypertrophie centrifuge des cellules et gros noyaux dans la zone externe.
- b) la galle avec lignification : tissu nourricier aux gran-

(I) nous avons rapidement observé une galle de Coléoptère (*Ceutorhynchus pleurostigma* Marsh sur *Brassica oleracea* L.) La galle est fermée, possède dans sa région centrale un tissu nourricier, et paraît pouvoir se placer entre les Diptérocécidies et les Héménoptérocécidies.

des cellules, avec hypertrophie cellulaire centripète à partir de la zone lignifiée et gros noyaux au voisinage du parasite.

Les Nématocécidies se séparent des autres galles par la structure particulière de leur tissu nourricier quoi qu'on puisse rapprocher les cellules-géantes des grandes cellules du tissu nourricier des Cynipides.

Quant aux Bactériocécidies elles n'ont qu'un point commun entre elles: l'absence d'un tissu nourricier spécialisé; mais en dehors de cela, leur structure est telle qu'on ne peut établir d'autres rapprochements; ces types diffèrent nettement d'une part entre eux et d'autre part des cécidies d'Arthropodes.

b) La cavité gallaire et le nombre de parasites.

La cavité gallaire se définit comme un espace clos ou communiquant avec le dehors, situé presque toujours à l'intérieur de la cécidie et dans lequel les larves poursuivent leur développement; dans cette cavité les parasites peuvent se déplacer librement.

I. Chez les Arthropodes la forme de la cavité parasitaire rappelle en général le contour externe de la cécidie. C'est ainsi que, dans les formes globuleuses, elle est sphérique, dans les formes en doigt de gant elle recopie la forme conoïde externe, toutefois dans certaines galles renfermant plusieurs cavités parasitaires la forme externe ne correspond plus à la forme de la cavité larvaire et est la somme de ces dernières et du parenchyme qui les englobe, par ex. la galle du *Diastrophus rubi* (et en général dans les galles d'Hyménoptères pluriloculaires). Cependant la cavité gallaire n'existe pas, à proprement parler, dans certaines cécidies comme celle de l'*Asteroleucanium Massalongianum* ou celle du *Mayetiola poe.* Le parasite est au contact direct du milieu ambiant ou en est protégé par une gaine de poils.

Le nombre de parasites est variable mais en général, dans les galles ouvertes à une seule cavité larvaire, il est élevé; par contre, les galles fermées ne renferment dans chaque cavité larvaire qu'une seule larve. Toutefois ici deux cas sont à distinguer: la cécidie, prise dans son ensemble, renferme une seule cavité larvaire et par suite une seule larve, ou bien plusieurs cavités larvaires et donc plusieurs larves mais qui restent isolées les unes des autres: de toute façon la larve est seule dans sa cavité larvaire. Les Diptéroécidies les moins ouvertes (*Oligotrophus* par ex) ne renferment cependant qu'un seul parasite.

On peut donc constater encore ici une progression qui, de la galle ouverte à plusieurs parasites, s'élève à la galle fermée avec un ou plusieurs parasites mais isolés chacun dans la masse gallaire. On rencontre donc un autre parallélisme cette fois

entre le mode de vie grégaire ou individuel des parasites et le degré d'ouverture des galles mais aussi par voie de conséquence entre ce mode de vie et le groupe vecteur de la cécidie.

On peut résumer ceci de la manière suivante:

- galles ouvertes : une seule cavité, nombreuses larves (Aca-
rocécidies, Hémiptérocécidies, Diptérocé-
cidies).
- galles presque entièrement fermées : une seule cavité, une
seule larve (Diptéroécidies du type
Oligotrophus Reaumurianus)
- galles fermées :
 - a) une seule cavité larvaire, une seule larve : Neurote-
rus baccarum
 - b) plusieurs cavités larvaires isolées avec chacune une
larve : Diastrophus rubi.

2. Dans les Nématocécidies la cavité gallaire a dispa-
ru. Les Nématodes s'infiltrant entre les cellules et s'appliquent
étroitement contre elles; ils occupent en quelque sorte une po-
sition intercellulaire. Il n'y a pas de cavité gallaire, dans
laquelle le parasite puisse librement se déplacer. Par ailleurs,
dans ces cécidies, les Nématodes sont seuls ou en très petit
nombre; dans ce cas chaque parasite engendre ses propres défor-
mations.

3. Bactériocécidies .- Dans les nodosités de Légumineu-
ses l'agent cécidogène pénètre dans les cellules et y parcourt
son cycle; sa situation intracellulaire supprime toute cavité
larvaire. Dans les tumeurs à Phytomonas tumefaciens la position
de la bactérie paraît être intercellulaire; il n'y a pas, à pro-
prement parler, de cavité mais des plages bactériennes.

Il y a donc, à ce point de vue, de grandes diffé-
rences entre ces cécidies et celles des Arthropodes.

4. Les Mycocécidies se rattachent par leur premier
groupe (mycocécidies définies) aux cécidies d'Arthropodes et
par le second (mycocécidies diffuses) aux cécidies sans cavité
gallaire. Il faut noter que la cavité gallaire de la mycocécidie
étudiée (Taphrina auraea) est rudimentaire, largement ouverte
et ne loge que les asques reproducteurs.

5. En définitive dans l'ensemble des cécidies la cavi-
té larvaire est plus ou moins définie et peut être inexistante;
elle n'est donc pas un élément permanent dans ces néoformations.

3° HISTOLOGIE DES CECIDIES

a) les épidermes

L'épiderme qui recouvre chaque cécidie n'a pas montré, dans le cas des galles d'Arthropodes, des modifications particulières. Il nous est apparu toujours formé d'une seule assise de cellules rectangulaires ou quadrangulaires qui peuvent être, par rapport à l'épiderme normal, légèrement hypertrophiées. Cet épiderme peut porter des poils même quand l'épiderme normal en est dépourvu, mais ce cas est peu fréquent. Ces poils, plus nombreux que sur l'épiderme normal, montrent souvent une hypertrophie très marquée, accompagnée d'un net enrichissement en matière vivante.

Les Nématocécidies et les nodosités de Légumineuses sont recouvertes par une assise qui continue la limitante externe de l'hôte tandis que les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* débordent l'épiderme normal de l'organe qui les porte et n'en sont pas recouvertes.

L'épiderme interne gallaire, quand il existe, est formé d'une seule assise de cellules et limite le tissu nourricier. Dans les galles ouvertes (Acarocécidies, Hémiptérocécidies, Diptérocécidies) les cellules épidermiques sont petites; dans les galles mieux fermées (quelques Diptérocécidies) ces cellules sont, au contraire, hypertrophiées et peuvent garder ou perdre leur caractère épidermique; enfin dans les Hyménoptérocécidies on sait que le tissu nourricier n'est pas limité par un épiderme.

Un cas particulier se présente cependant dans la mycocécidie du *Taphrina aurea* : ici s'observent sous le parenchyme lacuneux modifié un petit nombre d'assises provenant de la multiplication de l'épiderme inférieur de la feuille; celui-ci s'est donc divisé un certain nombre de fois.

Dans les Nématocécidies et les Bactériocécidies l'absence de cavité gallaire entraîne celle d'un épiderme interne.

b) les parenchymes

- Dans les cécidies d'Arthropodes qui siègent sur les feuilles, les parenchymes peuvent, quand l'hyperplasie les touche peu, conserver la forme particulière des cellules originelles (par ex, les cellules restent palissadiques); mais ces cas sont rares et ne s'observent que dans les cécidies ouvertes. Le plus souvent il y a différenciation totale ou inhibition de la différenciation normale des cellules, à la suite de laquelle elles évoluent dans un sens nouveau. Elles se multiplient et peuvent alors rester de petite taille ou dans certaines zones, externes le plus souvent, s'agrandir, tandis qu'apparaissent les méats qui leur donneront la forme arrondie ou allongée, si commune à bien des parenchymes.

Les parenchymes caulinaires ou pétiolaires ne montrent que des phénomènes hyperplasiant et hypertrophiant; la cellule reste d'allure parenchymateuse mais peut augmenter de volume.

- Dans les Nématocécidies les parenchymes formés sont peu importants car des cellules engendrées certaines fusionnent en cellules-géantes, tandis que d'autres se lignifient et forment un tissu de conduction.

- Les nodosités de Légumineuses sont presque entièrement constituées par des cellules d'allure parenchymateuse dont les dimensions augmentent de la zone d'envahissement à la zone infestée.

- Enfin dans la bactériocécidie due au *Phytophthora tumefaciens* la différenciation de la cellule parenchymateuse originelle est plus accentuée, plus profonde, et la cellule nouvelle acquiert et garde le pouvoir de se diviser; elle prend alors un caractère méristématique. D'autres cellules parenchymateuses évoluent différemment (cellules atypiques) mais retrouvent par la suite leur allure parenchymateuse; cependant, les cellules qui se multiplient d'une manière autonome peuvent évoluer aussi en cellules d'allure parenchymateuse.

c) les éléments de soutien ou de protection

Ces éléments apparaissent au sein des parenchymes gallaires dans certaines cécidies et, généralement, enveloppent le tissu nourricier seulement. On a déjà indiqué que les galles nettement ouvertes comme les Acarocécidies, les Hémiptérocécidies, et certaines Diptérocécidies, n'en possèdent pas. Ces éléments lignifiés n'apparaissent que dans les Diptérocécidies les plus évoluées et dans la plupart des cécidies de Cynipides; ils manquent dans les Nématocécidies et les Phytocécidies étudiées.

En général ces éléments lignifiés sont courts, à membrane épaisse, perforés de ponctuations nombreuses et restent longtemps vivants. On peut se demander s'ils ne jouent pas aussi le rôle d'un tissu de transfusion.

La présence ou l'absence de gaines lignifiées, leur nombre, sont caractéristiques du parasite. Telle galle ne renferme qu'une seule gaine, telle autre en renferme toujours deux. C'est donc un caractère constant pour une galle donnée, dépendant du parasite lui-même. L'étude des cellules qui constituent ces gaines a fait l'objet de travaux de Weidel.

Ces coques lignifiées qui englobent le tissu nourricier ne sont pas sans rappeler les coques lignifiées qui enrobent l'amande dans les drupes et de même que, dans le noyau du fruit, l'embryon absorbe l'albumen en vue de son développement ultérieur, la larve dévore le tissu nourricier en vue de son développement définitif. Toutefois à la sortie de la cécidie l'in-

secte est formé définitivement tandis que la jeune plantule continue encore sa croissance.

Remarquer enfin l'absence générale de fibres lignifiées et même de collenchyme.

d) les éléments conducteurs

Les éléments conducteurs apparaissent dans les zones corticales des cécidies d'Arthropodes et des nodosités de Légumineuses. Ils se relient toujours aux éléments normaux et, quand elles existent, aux gaines lignifiées qui entourent le tissu nourricier. Ces éléments conducteurs constituent, en les considérant dans leur ensemble, une sorte de réseau aux mailles plus ou moins serrées. Ils sont abondants dans certaines cécidies, mais cette vascularisation est parfois très réduite, en particulier dans la cécidie dépourvue de gaine du *Neuroterus baccarum*; en revanche, elle est beaucoup plus poussée dans les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*, en relation probable avec leur croissance continue et rapide. Dans les Nématocécidies les éléments vasculaires occupent dans la racine une position axiale et continuent directement les éléments normaux.

Les vaisseaux observés sont analogues aux vaisseaux normaux; rayés, réticulés; mais parfois des cellules courtes lignifiées, à ornementation rayée, les remplacent (Nématocécidies, cécidie d'*Asteroleucanium Massalongianum*). On a déjà dit que les cellules des gaines lignifiées pouvaient jouer un rôle de transfusion.

Il semble qu'il existe une sorte de correspondance entre l'abondance des éléments conducteurs et la présence d'une gaine lignifiée; quand celle-ci est présente les éléments conducteurs sont plus développés; quand il n'y a pas de gaine les éléments conducteurs se raréfient; il est probable que dans ce dernier cas, la conduction par les cellules ou la membrane doit jouer un rôle important.

e) le tissu nourricier

Le tissu nourricier, quand il existe, est toujours situé au voisinage du parasite. Nous en avons déjà parlé dans le paragraphe sur la morphologie interne des cécidies. Nous préciserons ici seulement certains points.

- Dans les cécidies d'Arthropodes le tissu nourricier prend son origine dans les cellules qui avoisinent le parasite, quelle que soit la nature de celles-ci: épidermiques, lacuneuses ou pallissadiques dans les feuilles, profondes ou superficielles dans les tiges. Dans les Nématocécidies l'origine des cellules-géantes semble se placer au niveau de l'endoderme - péricycle et dans les cellules avoisinant ces deux assises; elle est donc profonde. Dans la mycocécidie étudiée les assises considérées comme tissu nourricier ont une origine épidermique.

- la limite interne de ce tissu nourricier diffère suivant les cécidies étudiées. Dans les galles ouvertes d'Arthropodes elle est toujours d'origine épidermique, mais plusieurs cas se présentent. Dans les cécidies les plus simples (Acarocécidies, Hémiptérocécidies, quelques Diptérocécidies) l'épiderme garde sa structure habituelle et est facilement reconnaissable; quand le tissu nourricier est limité extérieurement par une gaine lignifiée les cellules épidermiques sont alors les plus grandes mais gardent encore leur caractère épidermique; enfin dans certaines Diptérocécidies (Oligotrophus Reaumurianus par ex.) la limite du tissu nourricier, quoique d'origine superficielle, puisque les auteurs admettent qu'il n'y a pas pique, mais simple dépôt de l'oeuf, peut subir une transformation plus profonde encore et perdre tout caractère épidermique.

Chez les Hyménoptères les auteurs admettent généralement l'introduction des oeufs par pique à l'intérieur du mésophylle; il s'ensuit un remaniement des tissus profonds et l'on comprend l'absence d'un épiderme bordant la cavité gallaire. Dans le cas des Cynipides quelques auteurs admettent cependant le dépôt superficiel des oeufs, mais comme le tissu nourricier n'est toujours pas limité par un épiderme il y a ou destruction des cellules épidermiques ou remaniement profond de celles-ci. Il y a donc plusieurs catégories de tissus nourriciers, considérés sous l'angle de la limite interne de celui-ci.

- L'utilisation du tissu nourricier par les larves en voie de développement nous a amené aux constatations suivantes : dans les galles d'Acaridiens, d'Hémiptères, de Diptères sauf les Oligotrophus (O. Reaumurianus), la galle âgée renferme un tissu nourricier intact; l'épiderme ne montre pas de large déchirure, ne paraît pas, en première approximation, blessé. Les larves ne dévorent donc pas le tissu nourricier et, en fait, l'épiderme est probablement la seule assise à jouer un rôle nutritif. L'ensemble des assises à petites cellules forme seulement la "zone nourricière" et l'épiderme "le tissu nourricier vrai". Les larves doivent piquer et aspirer le contenu cellulaire. En revanche pour les Hyménoptères (Tenthredinides et Cynipides) et aussi pour les Oligotrophus (O. Reaumurianus par ex.) le tissu nourricier de la galle adulte montre, au voisinage du parasite, des cellules déchirées, dont les membranes pendent dans la cavité gallaire; plus tard la galle âgée montre une absence totale ou quasi-totale de ce dernier. Il est évident que toutes les cellules du tissu nourricier sont destinées à être dévorées par le parasite. C'est donc tout l'ensemble qui est véritablement le tissu nourricier. Enfin, dans les Nématocécidies, les cellules-géantes à la fin de la vie gallaire ne renferment qu'une moindre quantité de cytoplasme; elles jouent bien un rôle nutritif mais l'animal ne dévore pas des cellules qui se retrouvent dans la cécidie morte; il y a probablement succion de la matière vivante par l'animal en cours de développement.

- Les rapprochements effectués entre les divers groupes de

cécidies, en se fondant sur la morphologie externe et interne, se confirment par l'étude des tissus nourriciers, considérés du point de vue de leur limite interne et de leur utilisation.

4° CYTOLOGIE DES CECIDIES

Dans les paragraphes précédents nous avons envisagé la morphologie interne des cécidies et les différents tissus que l'on peut y rencontrer; nous allons maintenant étudier le contenu des cellules gallaires.

a) le cytoplasme et les vacuoles

- Dans les cécidies d'Arthropodes et la mycocécidie étudiée la richesse en cytoplasme des cellules est fonction de leur position par rapport au parasite. Près de lui elles renferment un cytoplasme abondant, creusé de petites vacuoles; au-delà et d'une manière progressive elles perdent leur abondance en cytoplasme et corrélativement les vacuoles prennent une place plus importante; ce sont, par conséquent, les cellules du tissu nourricier qui renferment un abondant cytoplasme.

Il semble que, dans les "épidermes nourriciers" le cytoplasme soit moins dense que dans les cellules les plus internes des tissus nourriciers des cécidies d'Oligotrophus ou des Cynipides, où il y a abondance très marquée de matière vivante.

- Les cellules-géantes des Nématocécidies sont particulièrement riches en cytoplasme et les vacuoles qu'elles renferment sont de petite taille.

- Dans les tumeurs à *Phytophthora tumefaciens* les cellules qui se multiplient abondamment sont riches en matière vivante, tandis que les cellules différenciées en possèdent peu. Il en est de même pour les nodosités de Légumineuses, mais ici les cellules de la zone infestée, complètement envahies par les bactéries, se vident pratiquement de leur cytoplasme.

b) le chondriome

Comme on pouvait s'y attendre le chondriome est nettement plus fourni dans les cellules du tissu nourricier que dans les autres cellules de la galle; il y présente, en général, peu de modifications, mais parfois se limite à la forme granuleuse alors que dans d'autres régions existent des formes en bâtonnets.

Les plastides dans les tissus nourriciers sont inexistants ou non décelables, toutefois on note la présence de protéoplastes dans les cellules-géantes des Nématocécidies. Les cellules voisines, ou les cellules les plus externes, du tissu nourricier, par rapport au parasite, sont parfois garnies d'amidon; mais les cellules nourricières placées en bordure de la

cavité gallaire en sont totalement dépourvues; cet amidon est donc transformé par la plante dans les cellules du tissu nourricier.

Des chloroplastes s'observent dans la zone corticale de beaucoup de cécidies.

A noter que le chondriome dans certaines galles (Percisia fraxini, tumeur à Phytomonas tumefaciens d'Helianthus par ex.) paraît résister aux agents qui le détruisent habituellement (acide acétique contenu dans le Nawashin), mais cette observation n'a pas de portée générale.

c) Formations anormales

Des formations anormales se rencontrent dans certaines galles; par ex. des éléments filamenteux d'aspect rigide, allongés ou arqués, s'observent dans les cellules du tissu nourricier des bédégars ou encore des "tubes" ou des "raquettes" sont visibles dans les cellules-géantes des Nématocécidies. Dans le second cas il semble qu'on puisse attribuer ces figures à des formations ergastoplasmiques.

d) le tanin

Le tanin est abondant dans beaucoup de cécidies (en particulier zoocécidies d'Arthropodes et aussi mycocécidie étudiée). On n'en observe ni dans les Nématocécidies, ni dans les nodosités de Légumineuses, qui sont des cécidies radiculaires; cette absence est peut-être en relation avec le manque de chlorophylle dans ces organes. Les tumeurs à Phytomonas tumefaciens renferment quelquefois du tanin.

e) les noyaux et la mitose.

Au début de la formation gallaire s'exerce une action excito-mitotique constatée, sous une forme ou sous une autre, par différents auteurs et par nous-même. Les cellules se multiplient activement mais la multiplication n'est pas indéfinie et cesse à un moment donné, même dans les cécidies à Phytomonas tumefaciens où cependant elle se poursuit beaucoup plus longtemps.

D'une manière générale les noyaux conservent le type normal de structure mais leurs dimensions varient suivant les galles et suivant les tissus.

I. Zoocécidies d'Arthropodes.

Dans les zoocécidies d'Arthropodes la mitose est normale dès le début de la formation de la galle et pendant la durée de la vie gallaire, sauf dans deux cas qui se trouvent comme on pouvait s'y attendre, chez les Cynipides.

A. Le tissu nourricier.

Dans toutes les cécidies la mitose persiste le plus longtemps, ou est le plus active, au niveau du tissu nourricier; aussi les cellules y sont-elles primitivement de petite taille. Par la suite, comme nous l'avons vu, elles gardent à peu de choses près ces dimensions ou bien subissent une action hypertrophiante, très nettement marquée au niveau des cellules placées en bordure de la cavité gallaire.

1° cas : tissu nourricier à petites cellules : dans les Aca-roccidies, les Hémiptéroccidies et les cécidies de Tenthredinides la structure nucléaire reste sans changement ; le noyau, de taille normale ou légèrement hypertrophié, ressemble aux noyaux normaux adultes; il montre par ex: une auréole périnucléolaire plus marquée que le noyau méristématique radiculaire correspondant.

Dans les Diptéroccidies on constate une augmentation du volume nucléaire avec synthèse intranucléaire directe de chromatine : le type de structure nucléaire est inchangé, mais il y a augmentation de la quantité de chromatine.

2° cas : tissu nourricier à grandes cellules : le noyau s'hypertrophie beaucoup plus que dans le cas précédent ; il s'enrichit en chromatine par synthèse intranucléaire de cette substance tout en gardant le plus souvent une structure analogue à celle du noyau normal. Toutefois, dans deux galles, dues à des Cynipides (*Neuroterus baccarum* et *Andricus curvator*), les noyaux du tissu nourricier montrent dans les assises les plus internes une structure particulière, dite "pseudo-télophasique"; ils sont constitués par un certain nombre (haploïde, diploïde et rarement tétraploïde) de bandes d'aspect télophasique, qui persistent jusqu'à la fin de la vie gallaire; chaque bande rappelle par sa forme un chromosome mais beaucoup plus grand que les chromosomes normaux. Il n'y a pas, en général, dans ces noyaux hypertrophiés de reconstitution du réticulum. Ce sont les seules anomalies observées qui puissent relever de la mitose.

B. La zone externe : dans les galles d'Acaréens, d'Hémiptères, dans quelques galles de Diptères les noyaux de la zone externe sont hypertrophiés à des degrés variables. La structure nucléaire reste sans changement mais alors que dans les Aca-roccidies et les Hémiptéroccidies l'hypertrophie est due uniquement à une augmentation de volume du suc nucléaire, celle-ci s'ajoute dans les Diptéroccidies à la synthèse intranucléaire de chromatine déjà signalée. Toutefois dans les cécidies de *Perrisia fraxini* et des *Oligotrophus* (*Oligotrophus Reaumurianus* en particulier), dans celles des Hyménoptères, les cellules externes renferment un noyau faiblement hypertrophié et d'allure normale.

Diverses remarques restent à faire sur plusieurs points:

1° Le fait important à noter ici est l'augmentation en quantité de la chromatine, que montrent certaines cécidies, en particulier

au niveau du tissu nourricier. Il y a donc, en même temps qu'enrichissement de la cellule en cytoplasme, enrichissement en matériel nucléaire. Or, à part les anomalies observées dans deux galles de cynipides, aucune mitose anormale ne vient expliquer cet accroissement en chromatine. Le noyau synthétise donc à l'intérieur de lui-même, directement, cette substance: c'est ce que nous avons appelé la synthèse intranucléaire de chromatine pour laquelle nous avons distingué deux cas: directe (sans apparition d'éléments figurés à l'intérieur du noyau) et indirecte (avec apparition d'éléments figurés dans le noyau: deux cécidies seulement).

2° Quand on considère les cécidies adultes on constate que dans les galles dont le tissu nourricier est composé de petites cellules (Acarocécidies, Hemiptérocécidies, Diptérocécidies, Tenthréidinides) l'hypertrophie nucléaire et cellulaire se dirige de la cavité parasitaire vers l'extérieur c'est-à-dire dans le sens centrifuge;

cavité parasitaire -----> bord externe de la cécidie.

En revanche dans les galles de Cynipides, dans certaines Diptérocécidies (*Perrisia fraxini*, *Oligotrophus Réaumurianus*, par ex., où le tissu nourricier à grandes cellules est limité par une gaine lignifiée, l'hypertrophie des cellules et des noyaux peut s'observer dans deux directions: l'une de la gaine lignifiée vers la cavité parasitaire (elle concerne le tissu nourricier), l'autre de la même gaine mais vers l'extérieur:

cavité parasitaire <----- gaine lignifiée ----> bord externe de la galle.

Dans la zone externe l'hypertrophie des cellules et des noyaux peut être réellement progressive ou bien les cellules sont à peu près toutes de même taille, ainsi que les noyaux.

3° En somme, dans les cellules qui sont au contact du parasite s'observent à la fois les signes d'une activité marquée: noyau qui peut-être de grande taille, cytoplasme abondant, vacuoles nombreuses mais petites, abondant chondriome. Le tissu nourricier est donc le lieu d'une activité métabolique intense à laquelle se joint celle des cellules voisines, placées sur le chemin des éléments nécessaires aux synthèses du tissu central.

4° L'hypertrophie constatée des cellules et des noyaux n'est pas forcément parallèle. Dans les Acarocécidies, les Hemiptérocécidies et les Diptérocécidies la cellule s'hypertrophie beaucoup plus que le noyau, et dans la zone externe le rapport nucléo-plasmique est faible; en revanche, dans le tissu nourricier des galles de Cynipides le noyau s'hypertrophie relativement beaucoup plus que la cellule; le rapport nucléo-plasmique y est élevé; dans la zone externe le rapport nucléo-plasmique se rapproche au contraire de celui de la cellule normale adulte.

5° Tardivement, dans les cécidies de Cynipides surtout, se fait sentir une action hypertrophiante qui aboutit à l'augmentation

de volume des cellules et des noyaux de l'ensemble gallaire. A ce moment l'action excitomitotique qui débute est au point mort; c'est l'hypertrophie qui agit seule et la remplace, mais qui ne porte pas sur la chromatine.

6° Les poils gallaires, néoformés ou normaux, subissent eux aussi les effets hypertrophiantes et ceci tout particulièrement dans les Acarocécidies, les Hémiptéroécidies et Diptéroécidies, c'est-à-dire dans les cécidies ouvertes. Dans beaucoup de cas leur noyau s'hypertrophie également et cette hypertrophie nucléaire est très apparente; il y a synthèse intranucléaire de chromatine à leur niveau.

La néoformation de ces poils est un phénomène intéressant car leur genèse reste à expliquer. Pour certains auteurs, les morsures plusieurs fois répétées du parasite sur une cellule suffiraient à engendrer le poil; cependant on peut se demander si la sensibilité plus grande de certaines cellules épidermiques à l'action parasitaire n'entre pas en jeu, ce qui impliquerait la notion de l'hétérogénéité cellulaire de l'épiderme.

7° Il nous est arrivé d'observer des cellules binucléées, soit dans le parenchyme, soit dans les gaines lignifiées; (PL. XI fig. 6) les noyaux, d'allure et de grosseur normale, occupent une cellule plus grande que la cellule normale; ces aspects sont certainement dus à l'absence de formation de la membrane après division nucléaire. Notons que ces cellules binucléées sont l'exception.

En résumé chez les Arthropodes les cécidies se construisent par voie de mitose normale; mais quand celle-ci cesse le noyau peut-être l'objet d'une synthèse intranucléaire de chromatine et de ce fait s'hypertrophie; rarement son type de structure est modifié.

La synthèse intranucléaire de chromatine et les rares anomalies nucléaires observées se présentent seulement dans les cécidies engendrées par les Diptères et les Cynipides, exceptionnellement dans les poils des Acarocécidies et des Hémiptéroécidies.

La synthèse intranucléaire de chromatine paraît être un mode d'enrichissement en chromatine plus simple, plus direct et peut-on penser plus rapide que celui des anomalies mitotiques. Ces noyaux sont polyploïdes probablement, mais leur degré de polyploïdie est difficile à préciser.

2° Nématocécidies

Dans les Nématocécidies, à la phase de multiplication cellulaire, qui a lieu par mitoses normales, fait suite une phase de lyse des membranes cellulaires qui aboutit à la consti-

tution de cellules-géantes. Les noyaux, ainsi associés, restent isolés ou se groupent en noyaux complexes, et s'hypertrophient par synthèse intranucléaire de chromatine sans que la structure nucléaire soit modifiée. L'hypertrophie nucléaire implique ici une polyploïdie de ces noyaux, polyploïdie élevée comme il apparaît d'après les noyaux euchromocentriques de la nématocécidie de *Datisca cannabina*. Par la suite ces noyaux s'appauvrissent en chromatine et l'on a des noyaux du "type squelettique"; cette déchromatinisation se poursuit et le contenu nucléaire disparaît presque entièrement: le noyau est dit "césintégré". Ces phases sont en relation probable avec le rôle nourricier des cellules-géantes et la chromatine doit servir de substance trophique en même temps que l'abondant cytoplasme de ces cellules-géantes.

3. Mycocécidie

Dans la mycocécidie étudiée le noyau ne subit pas de changements, reste de taille normale. Cette cécidie se rapproche, à ce point de vue, des Hémiptéroécidies et des Aca-roécidies.

4. Bactériocécidies

Les Bactériocécidies montrent des aspects différents.

Dans les nodosités de Légumineuses les mitoses se manifestent au sommet de la nodosité et seulement dans cette région qui présente de ce fait un caractère méristématique. Elles sont normales et l'accroissement de la nodosité, grâce à elles, se fait dans une direction centrifuge. Nous n'avons pas observé de figures de mitose dans les cellules placées en dessous, déjà garnies de bactéries et pas davantage dans celles complètement bourrées de microorganismes de la région centrale. Nous n'avons jamais vu non plus de mitoses anormales. Le noyau s'hypertrophie et présente le maximum de taille dans les cellules infestées, renfermant des bactéries vivantes; il subit une synthèse intranucléaire de chromatine qui l'enrichit en cette substance, tout en gardant le type de structure habituel. Dans les cellules centrales de la nodosité il diminue de volume et prend des formes plus ou moins bizarres; sa structure se modifie et il s'achemine vers la mort.

Dans les cécidies à *Phytomonas tumefaciens* les cellules qui constituent la presque totalité de la masse tumorale se divisent normalement par caryocinèse banale; le noyau garde sa structure habituelle. Mais, à côté de ces cellules qui se multiplient abondamment et rapidement, d'une manière autonome, s'observent des cellules qui montrent des aspects anormaux de division. Nous avons longuement décrits ces derniers; ils rappellent, avec certaines variations, les figures anormales de stathmocinèse que donne la colchicine ou les figures provoquées

par le paradichlorobenzène, agissant sur les cellules en voie de division d'un méristème. Il y a polyploïdie ($4n$ ou $8n$ ou $16n$), cellules binucléées et même tétranucléées. Ces anomalies sont relativement rares quand on les compare aux autres cellules néoformées, partie essentielle de la tumeur; de plus elles s'observent seulement dans des cellules du parenchyme cortical situées à une certaine distance des cordons en voie de formation, dont les cloisonnements engendreront la grande masse des cellules tumorales. La structure du noyau quiescent polyploïde rappelle à la dimension près le noyau normal.

5. En définitive

La mitose est le mode de division constructif observé dans l'ensemble des cécidies étudiées. On n'observe d'anomalies mitotiques que dans deux galles de Cynipides et dans les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*; en revanche des phénomènes de synthèse intranucléaire de chromatine se présentent fréquemment. On les observe surtout dans les Diptéroécidies, les cécidies de Cynipides, les Nématocécidies et les nodosités de Légumineuses. La synthèse intranucléaire de chromatine ne se présente donc que dans certains groupes seulement. Dans les cécidies de Tenthredinides, dans la mycocécidie étudiée, les Hémiptéroécidies et les Acarocécidies il n'y a pas de modifications apportées à la structure nucléaire, même par synthèse intranucléaire de chromatine; toutefois dans les deux derniers groupes il y a modification exceptionnellement au niveau des poils.

5° CONCLUSIONS

L'étude comparée que nous venons de faire des divers groupes de cécidies nous oblige à les séparer de la manière suivante:

- a) zoocécidies d'Arthropodes
- b) zoocécidies de Nématodes
- c) phytocécidies.

a) Zoocécidies d'Arthropodes

La comparaison des divers groupes étudiés permet de dire que dans chaque groupe zoologique les cécidies possèdent une structure qui porte la marque du groupe ou, du moins, dont les caractères se situent entre certaines limites.

C'est dans les galles ouvertes que l'on trouve les structures les plus simples dans lesquelles, par ex, l'hétérogénéité de la feuille peut être encore conservée. Les formes plus évoluées tendent à se fermer en même temps que leur structure anatomique se complique : apparition de zones lignifiées

tissu nourricier mieux isolé, plus apparent, avec des caractères histologiques et cytologiques différents. C'est enfin dans les galles fermées que se trouvent les différenciations anatomiques et cytologiques les plus poussées; en particulier la loge gallaire est nettement individualisée.

La structure cytologique marque plus ou moins chaque groupe de son empreinte. Dans les cécidies de Tenthredinides les noyaux restent pratiquement inchangés; dans les Acarocécidies et les Hémiptéroécidies le noyau peut s'hypertrophier dans la zone externe de la cécidie mais seulement par augmentation du volume du suc nucléaire. A partir des Diptéroécidies intervient un enrichissement en chromatine qui, dans les galles les plus évoluées de ce groupe, se limite au voisinage du parasite, c'est-à-dire au tissu nourricier. Cet enrichissement s'accroît dans les cécidies de Cynipides où il se localise aux noyaux du tissu nourricier qui sont alors nettement hypertrophiés; dans deux cécidies de ce groupe se présente même une structure atypique de ces noyaux.

La mitose dans l'ensemble est normale mais l'enrichissement en chromatine des Diptéroécidies et des cécidies de Cynipides suppose une synthèse intranucléaire de cette substance. Les deux cas atypiques déjà signalés proviennent d'un trouble apporté au fonctionnement normal de la mitose.

La forme et la structure anatomique et cytologique des cécidies étudiées présente dans l'ensemble des différenciations de plus en plus poussées quand on passe des Acarocécidies et des Hémiptéroécidies aux Diptéroécidies, et de celles-ci aux Hyménoptéroécidies. Il y a toujours un certain nombre de traits de l'organisation qui permettent d'attribuer la cécidie à tel ou tel groupe zoologique. Il nous est arrivé d'en avoir nous-même une démonstration. Lors d'une récolte nous avons confondu une cécidie due au *Lasioptera rubi* Heeger (Diptères) avec celle engendrée par le *Diastrophus rubi* (Hyménoptères) Son étude anatomique et cytologique nous a obligé à reprendre cette détermination, sachant alors qu'il s'agissait d'une Diptéroécidie et non d'une Hyménoptéroécidie.

Il n'y a cependant pas de limites absolues entre les cécidies engendrées par les divers groupes de cécidozoaires; on trouve, en effet, dans des groupes différents des types analogues ou voisins, non seulement au point de vue morphologique mais aussi au point de vue anatomique et cytologique. Tout d'abord les Acarocécidies et les Hémiptéroécidies sont, comme nous l'avons vu, très voisines les unes des autres, tant au point de vue morphologique qu'anatomique et cytologique. Entre les Hémiptéroécidies et les Diptéroécidies existent de nombreux points de ressemblance. La galle de *Pemphigus marsupialis* (Hémiptères) ressemble à celle de *Putoniella marsupialis* (Diptères); ce sont toutes deux des galles en gouttière; celle de *Perrisia affinis* (Diptères) ressemble morphologiquement à celle de *Rhinocola speciosa* (Hémiptères); il s'agit d'un enroulement du bord du limbe. La structure

anatomique de la cécidie de *Tetraneura ulmi* (Hémiptères) et celle de *Perrisia arinis* (Diptères) sont très voisines l'une de l'autre, sinon semblables. Bien d'autres cas pourraient être cités. Cependant la structure cytologique permet de séparer nettement les Hémiptéroécidies des Diptéroécidies: en effet seules celles-ci présentent dans leur noyau une synthèse intranucléaire de chromatine.

Entre les Diptéroécidies et les Hyménoptéroécidies des formes de passage existent aussi: il a été déjà dit que les cécidies d'*Oligotrophus* avaient beaucoup de ressemblance avec celles des Cynipides: forme globuleuse, fermeture très accentuée de la galle, lignification concentrique isolant le tissu nourricier du reste de la cécidie, gros noyaux dans le tissu nourricier, etc. Même la galle de *Perrisia fraxini* (Diptères) montre des analogies de structure avec celles des Cynipides. On y observe, en effet, un tissu nourricier nettement isolé par une gaine lignifiée et dont les cellules convergeant vers le parasite sont pourvues de gros noyaux hypertrophiés; cette cécidie présente même, comme la galle d'*Andricus curvator*, une seconde gaine lignifiée. Mais du fait de sa forme en gouttière, elle reste une galle ouverte et de plus la limite interne de son tissu nourricier la sépare également des cécidies de Cynipides; en effet, dans toutes ces galles de Diptères, sauf celles d'*Oligotrophus*, le tissu nourricier est bordé par l'épiderme encore visible de l'organe porteur de la galle; la différenciation n'est pas assez poussée pour faire perdre à celui-ci son caractère.

Les cécidies provoquées par les Tenthredinides se rapprochent par leur structure simple des Acarocécidies et des Hémiptéroécidies; cependant elles en diffèrent en tant que galles fermées, avec généralement un seul parasite, et un tissu nourricier non limité intérieurement par un épiderme. Ces caractères les rapprochent des cécidies de Cynipides dont elles s'éloignent surtout par l'absence d'hypertrophie nucléaire. Les galles de Cynipides montrent le maximum de différenciations à tous les points de vue.

Chaque groupe zoologique d'insectes engendre donc une galle de structure à peu près analogue pour tout le groupe, ou du moins qui se situe dans certaines limites; les caractères qu'elle réunit permettent sans ambiguïté de la classer dans tel ou tel groupe. A noter que les Diptéroécidies, par les types variés qu'elles montrent, peuvent permettre d'établir des rapprochements avec les cécidies plus évoluées ou moins évoluées qu'engendrent les groupes voisins; elles forment un groupe extrêmement intéressant.

b) Zoocécidies de Nématodes.

Ces Nématocécidies se séparent nettement des

des autres zoocécidies par la présence de ces formations si particulières que sont les cellules-géantes, dont l'ensemble est homologue du tissu nourricier des Hyménoptéroécidies. La nature et l'origine de ces cellules-géantes, leur localisation, l'absence de cavité parasitaire, en font des cécidies d'un type particulier qui si elles rappellent par leur forme les nodosités des Légumineuses, en sont totalement différentes par leur structure interne.

La mitose est normale, mais l'hypertrophie nucléaire et la structure des noyaux des cellules-géantes ajoutent au caractère singulier de ces cécidies fermées.

c) Phytocécidies

La mycocécidie étudiée tend à se rapprocher par sa structure simple des zoocécidies d'Hémiptères; mais il ne paraît pas en être toujours ainsi dans les cécidies diffuses d'autres Champignons.

Les Bactériocécidies sont à séparer des mycocécidies et les deux exemples étudiés montrent deux types gallaires nettement différents: l'un de forme et de structure définie, ce sont les nodosités de Légumineuses; l'autre de forme non définie et de structure anarchique, les tumeurs à *Phytophthora tumefaciens*. De plus les altérations nucléaires sont nettement différentes et si dans le premier cas on n'observe qu'une hypertrophie progressive du noyau, dans le second cas des anomalies mitotiques peuvent être décelées.

d) En résumé

La constitution d'ensemble : morphologie externe, structure anatomique et cytologique des cécidies permet de rapprocher les Acarocécidies, les Hémiptéroécidies et les formes nettement couvertes des Diptéroécidies. Dans les Hyménoptéroécidies, celles des Cynipides ont une structure bien particulière, qui en fait un groupe à part, tandis que les cécidies des Tenthredinides se rapprochent des premiers groupes; enfin il existe des structures intermédiaires entre Diptéroécidies et Hyménoptéroécidies dans les cécidies de Diptères presque closes, comme celles de certains *Oligotrophus* et de *Perrisia fraxini*,

Les Nématocécidies, les nodosités de Légumineuses et les tumeurs à *Phytophthora tumefaciens* se séparent nettement les unes des autres et de l'ensemble formé par les zoocécidies d'Arthropodes. Toutefois les Nématocécidies du fait de la richesse en cytoplasme et des gros noyaux de leurs cellules-géantes présentent des analogies avec le tissu nourricier des cécidies de Cynipides; en même temps elles se rapprochent par leur morphologie externe des nodosités de Légumineuses. La mycocécidie étudiée,

d'un type défini, tend à se rapprocher des Hémiptéroécidies (I)

ACAROECIDIES ↔ HEMIPTEROECIDIES → *Perrisia affinis* → DIPTEROECIDIES

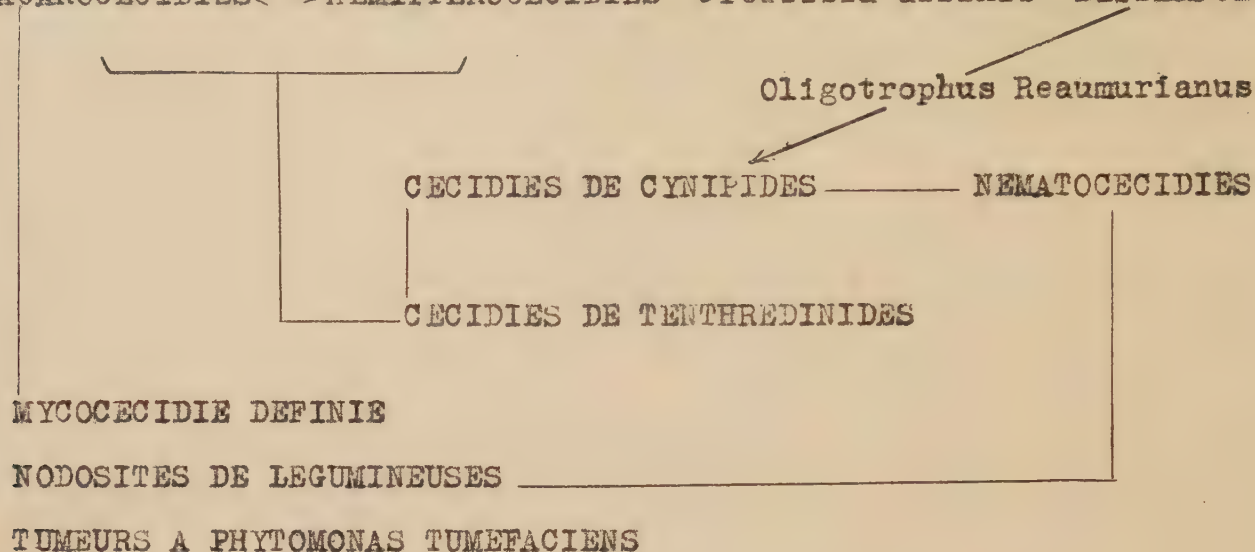


Tableau des relations entre les divers groupes
de cécidies .

(I) Nous ne reviendrons pas ici sur le rapprochement fait entre :

1° - Les cécidies et les fruits (voir Molliard, Maresquellé); on a dit à ce sujet que la plante fait confusion entre son parasite naturel (l'embryon qu'elle nourrit) et le parasite animal ou végétal accidentel.

2° - Les cécidies et le cancer : les cécidies (à part les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*) n'ont rien de comparable et sont même à l'opposé des tumeurs cancéreuses par tous leurs caractères sauf un: leur mode de vie en parasite sur un hôte qui engendre leurs tissus nouveaux.

CHAPITRE VII - VUE D'ENSEMBLE SUR LES CECIDIES

2° PARTIE

DEFINITION DES CECIDIES

La définition des cécidies et par conséquent leurs limites, a donné lieu à des formules diverses qui suivant l'auteur ou l'époque, ont ouvert plus ou moins largement l'entrée à toutes les malformations ou curiosités végétales.

Nous dirons tout d'abord ce que Malpighi entendait sous le terme de galle. Pour cet auteur (1667), les Insectes et les animaux imparfaits empruntent leur nourriture journalière aux plantes et, de plus, les forcent parfois à remplacer l'utérus maternel; ce service rendu par la plante est suivi de sa propre difformité : l'organisation de la plante est transformée par les insectes et par suite d'un détournement de sa propre sève, il apparaît un gonflement pathologique qui est la galle. Malpighi étend la notion de galle assez loin puisque dans son étude sur les galles il parle des maladies des feuilles tachées et des galeries que creusent divers insectes.

Camerarius, en accord avec les théories de Malpighi, donnait des galles la définition suivante: les galles sont des excroissances malades qui se forment sous l'influence de l'oeuf déposé, par suite d'une perturbation de la structure des plantes et d'une altération du mouvement des humeurs; les oeufs et les animalcules enfermés dans ces excroissances y sont couvés et s'y développent comme dans un utérus jusqu'au moment, où leur caractère propre s'étant manifesté et affirmé, ils naissent pour ainsi dire avides d'un nouvel air. (I)

Réaumur (1737) appliquait aux galles la définition suivante: "on a donné le nom de galles à ces excroissances, à ces tubérosités qui s'élèvent sur différentes parties des plantes et des arbres, et qui doivent leur naissance à des insectes qui ont crû dans leur intérieur". Définition trop étroite qui exclue d'une part les phytocécidies, d'autre part les zoocécidies dues à d'autres groupes animaux; toutefois l'auteur inclue dans son système les galles "en moisissure" qu'il ne sait d'ailleurs où classer.

(I) extrait du traité de Küster, qui donne cette définition en latin.

Lacaze-Duthiers (1853) entend par galles "toutes les productions anormales pathologiques, développées sur les plantes par l'action des animaux, plus particulièrement des insectes, quels qu'en soient la forme, le volume ou le siège". Cette définition plus large que celle de Réaumur est pourtant incomplète, puisqu'on ne peut y inclure les phytocécidies. Pour Thomas (1873) et Beyerinck (1880) la cécidie c'est toute formation végétale anormale accompagnée de la création de tissus nouveaux et due à la réaction de la plante à l'action parasitaire. Quant à Molliard il écrivait: "il faut donc attacher au mot galle un sens vague; il indique simplement que la cécidie correspondante est accompagnée d'hypertrophie ou de toute autre transformation qui la rend très apparente".

Dans la définition de la galle doit intervenir ce qui, aux yeux de tous, fait la galle, c'est-à-dire sa forme; avant tout la galle est presque toujours une néoformation directement visible et qui peut frapper le plus imparfait des observateurs. Ce sont des déformations, des enflures, des excroissances, des transformations totales ou incomplètes d'organes, etc, avec création de tissus nouveaux ou de cellules nouvelles, dues à un parasite animal ou végétal. D'autre part, dans les galles nettement caractérisées, dont la nature ne souffre aucune discussion, la galle est une production végétale, uniquement végétale, constituée par des cellules ou des tissus en provenance de l'hôte. En aucun cas la galle n'est constituée par des tissus ou des cellules du parasite. Pour nous, nous n'entendrons par cécidie que les formations répondant à cette exigence. La définition de Thomas et de Beyerinck apparaît donc la meilleure et nous dirons en modifiant seulement sa rédaction : les cécidies sont des productions anormales (déformations ou néoformations) de forme diffuse ou définie, propres à l'hôte-végétal, formée uniquement de tissus provenant de ce dernier, et dont l'agent causal est un organisme étranger, animal ou végétal.

Cette définition élimine les galles " en moisissure", c'est-à-dire les rouilles et les autres maladies cryptogamiques dans le cas où s'il y a émergence, celle-ci est constituée par les filaments du parasite seulement. La rouille étudiée, celle de *Puccinia rubi*, par ex, ne sont pas des cécidies.

Cette définition de la cécidie posée, comment peut-on fragmenter cet ensemble.

Certaines cécidies se limitent à des fasciations, à des anomalies de la phyllotaxie, à l'allongement des entre-nœuds, à des anomalies de la ramification; leur forme ne correspond pas à ce que l'on entend habituellement sous le nom de galle. Leur ensemble constituera le groupe des paracécidies; Il en est d'autres dont la forme nettement définie, reste toujours la même dans tous les cas, et qui présentent toujours la même structure : cécidies de *Neuroterus baccarum*, d'*Eryophyes tiliac*, de *Perrisia fraxini*, etc;

ce sont les vraies galles ou eucécidies. Enfin quand leur forme massive cependant, n'est pas déterminée, quand la cécidie est diffuse, que la structure est anarchique, le terme de tumeur semble pouvoir s'appliquer. Entre les eucécidies et les tumeurs s'intercalent les nodosités qui tiennent à la fois des deux définitions (forme non absolument définie et structure constante). Dans les eucécidies certaines sont nettement ouvertes, d'autres fermées; aux premières on peut réserver le terme de "galloïdes" créé par Perris.

	Galles ouvertes	Galles presque fermées	Galles fermées	Tissu nourricier			Gaine de Protec- tion	Cas de Polyploidie	
				Avec épiderme non modifié Petites C. C.	Avec épiderme modifié Grdes C.	sans épider- me		sans ano- malies	avec ano- malies
ACARIENS	X		X	X					
HEMIPTERES	X			X					
DIPTERES	X	X		X	X		X	X	
HYMENOPTERES			X				X	X	X
Tissu nourricier épidermique	non modifié	Cellules petites à N. normal			Cellules hypertrophiées à gros N.				
	modifié	Acarocécidies, Hémipterocécidies Diptéroécidie, Mycécidie étudiée			Diptéroécidies				
Tissu nourricier non épidermique		Tenthredinides			Cynipides				
Tissu nourricier plasmodial					Nematocécidies				
Pas de tissu nourricier					Bactériocécidies				

T A B L E A U

La partie supérieure rassemble, pour chaque groupe zoologique des cécidies d'Arthropo-
des, les caractères (X) qui le concernent; ce tableau montre bien les différences entre les Groupes
et aussi la valeur de "passage" des Diptéroécidies qui renferment des caractères appartenant aux
autres groupes de cécidies.

N = noyau
C = cellules

Partie inférieure. La tige...

CHAPITRE VII. - VUE D'ENSEMBLE SUR LES CECIDIES

3^e PARTIE

CLASSIFICATION DES CECIDIES.

Les auteurs depuis Réaumur au moins ont proposé diverses classifications. Voici sommairement résumés leurs essais.

Réaumur se basant sur le nombre de loges et le nombre d'insectes qu'elles renferment partage les galles en :

- galles creusées d'une cavité générale ou de plusieurs cavités secondaires communiquant entre elles et renfermant un grand nombre d'insectes. Par ex. les galles en vessie des Pucerons.
- galles creusées de plusieurs loges séparées, dans lesquelles les insectes vivent séparément. On peut mettre dans cette catégorie les galles d'Hyménoptères à plusieurs loges.
- galles creusées d'une seule loge : du type des galles de Cynipides à une seule loge.
- galles en moisissures : par ex. rouilles d'Uredinées.

Cette classification a, pour le moins, le défaut de séparer des galles de constitution semblable comme celles des Cynipides, suivant qu'elles ont une ou plusieurs loges. Réaumur y ajoute des formations mycéliennes qui n'ont rien à voir avec les vraies cécidies, comme nous l'avons indiqué dans le chapitre précédent.

Hammerschmidt scinde l'ensemble des galles en 5 groupes d'après leurs caractères morphologiques. La première classe comprend des galles disciformes, ombiliquées, etc. La seconde des bédégars, la troisième les gallae tuberculatae qui se subdivisent en galles à une loge et galles à deux loges; la quatrième en galles conoïdes du genre Eryophyes; enfin la cinquième en gallae subglobulae: diverses galles de la feuille de Rosier. Mais à cette classification qui concerne les vraies galles, l'auteur ajoute d'autres groupes concernant les galles "par déformation", "excavation", "inflexions", "par gonflement", etc. Il est inutile d'insister sur la valeur superficielle d'une telle classification qui n'est en rien naturelle; basée uniquement sur les ressemblances de forme elle éloigne des galles analogues par

leur constitution et rapproche des types gallaires différents. Elle peut cependant servir à leur reconnaissance.

Lacaze-Duthiers adopte la classification suivante dont nous ne donnerons que les principales divisions :

" première classe : galles externes = quand le tissu nouveau est placé en dehors du végétal.

Deuxième classe : galles internes = quand, au contraire, le tissu nouveau est placé dans l'intérieur même des organes.

Troisième classe : galles mixtes = quand les deux caractères précédents sont réunis ".

Il subdivise les galles externes en galles uniloculaires (noix de galles) et galles multiloculaires (bédégars); les galles internes en vraies galles internes et fausses galles internes. La galle interne est dite vraie quand l'insecte est logé dans les tissus même de la déformation : c'est le cas des galles de *Pontania* sur le Saule . Elle est dite fausse quand l'insecte est placé à la surface de l'organe, et logé dans des replis : par ex. galles de *Pemphigus* sur le Peuplier. Dans les galles mixtes se placent les galles en artichaut du Chêne. L'auteur admet que les distinctions entre ces trois classes ne sont pas aussi tranchées qu'il le laisse supposer, mais qu'on trouve des "liaisons entre les choses extrêmes". Cette classification basée sur la position de la galle par rapport aux tissus normaux aboutit aussi à des non-sens, à grouper par ex. sous le nom de fausses galles internes toutes les galles en vessie, en "tétines", tous les enroulements, quelle que soit leur origine. Cette classification, meilleure cependant que les précédentes, n'est cependant pas naturelle.

C'est à Thomas que l'on doit les termes de cécidies, pleurocécidies et acrocécidies que Houard a vulgarisés. On lui doit également les termes de cécidozoaires et de cécidophytes, d'Acarocécidies, de Diptéroécidies, de Mycoécidies, etc. Le terme de Bactériocécidies serait cependant dû à Vuillemin. Pour Houard les acrocécidies sont les " galles des fruits, des fleurs, de l'extrémité des tiges, des bourgeons, c'est-à-dire les galles terminales " et les pleurocécidies " les galles des racines, des tiges, et celles des feuilles qui constituent les galles latérales ". A noter que Houard classe souvent les galles qu'il étudie d'après leur situation dans la plante : écorce, formations secondaires, moelle, etc.

Beyerinck donna lui-aussi une classification que nous résumerons de la manière suivante :

a) galles à croissance non limitée : plusieurs générations de parasites participent à la formation de la galle . Les unes sont externes (galles d'Hémiptères et de Phytoptus), les autres sont internes comme les galles de Nématodes.

b) galles à croissance limitée : le ou les habitants de la cécidie restent seulement durant leur période de développement dans la galle. Elles se partagent en galles de larves et galles d'insectes parfaits ou imago. Les galles de larves comprennent les galles en manteau (Cécidomyiides), les galles fermées (Diptères, Coléoptères) et correspondent à des cécidies dues aux jeunes larves sécrétant une substance provoquant la galle. Les galles d'imago sont toujours des cécidies d'Hyménoptères (Tenthredinides et Cynipides).

Cette classification est nettement meilleure que les précédentes, car les cécidies appartenant au même groupe zoologique ne s'éparpillent pas en plusieurs groupements.

Kerner sépare les mycocécidies, sous le nom de "Krebse", des zoocécidies. Dans les mycocécidies il place les rouilles (Uromyces pisi par ex.) tandis que les zoocécidies se divisent en galles simples et galles composées. Les premières se limitent à un membre de la plante, les secondes atteignent plusieurs organes. Les subdivisions sont artificielles et cette classification ne paraît pas satisfaisante.

Kustenmacher fonde sa classification sur la ressemblance que présentent certaines galles avec des fruits. Si l'animal est entièrement entouré par les tissus végétaux la galle est dite angiosperme, si l'enveloppement est incomplet la galle est gymnosperme. Dans les galles angiospermes il distingue deux cas: a) si la croissance qui engendre les tissus gallaires amène la cécidie à sortir de l'organe avec un pédicelle d'origine endogène la galle est dite libre. Elle peut être entourée ou non d'écaillés dont l'ensemble forme un périgone (Andricus fecundator dans le premier cas, Neuroterus lenticularis dans le second) - b) si pendant son accroissement la galle est entourée constamment par l'épiderme de l'organe elle est dite fermée. C'est le cas du Rhodites rosae, d'Andricus curvator. Les galles gymnospermes sont classées suivant qu'elles renferment un ou plusieurs cécidozoaires. Mais ici l'auteur est amené à faire des rapprochements entre galles de structure différente; par ex. il groupe sous le nom de galles "de rougères" les galles obtenues par l'enroulement du bord de la feuille. Comme il y a là des cécidies de Diptères, d'Hémiptères ou d'Acariens, on voit que ce rapprochement est superficiel.

Pour Küster les galles se partagent en deux groupes; dans l'un, il s'agit d'anomalies qui se présentent au cours de la formation d'organes: galles organoïdes; dans l'autre, il s'agit d'anomalies dans la formation des tissus: galles histioïdes. Les galles organoïdes montrent des organes plus ou moins facilement reconnaissables; les autres des masses tissulaires dans lesquelles on ne peut reconnaître aucun organe. Dans le premier groupe l'auteur place les cécidies dues aux Urédinées, aux Ustilaginées, aux Exoacées, aux Acariens, aux Aphides et, en plus petit nombre, aux Diptères et aux Hyménoptères. Il s'agit de longueurs anormales d'entre-nœuds, d'anoma-

malies de la phyllotaxie, d'anomalies de la ramification, etc.

Dans les galles histiocides on ne reconnaît aucune organisation en feuilles, tiges ou racines. Voici quelques types : *Perrisia iraxini*, *Oligotrophus bursarius*, *Eryophyes macrorhynchus*, *Pemphigus spirothecae*, *Neuroterus vesicator*, les Bédégars. Elle se divisent, suivant qu'elles présentent des différenciations plus ou moins poussées, en "kataplasmatische" et "protoplasmatische". Les Hyménoptéroécidies se placent, en grand nombre, dans les protoplasmatischen galles.

Entre les deux grands groupes organoïde et histioïde l'auteur admet des termes intermédiaires (*Andricus fecundator*: galle en artichaut du Chêne).

Ainsi donc de nombreuses classifications de cécidies ont été données mais aucune ne paraît être entièrement naturelle. Il est vrai que rien n'est exactement tranché dans la nature; il est donc difficile, sinon impossible, de donner une classification absolument satisfaisante pour l'esprit. La plupart d'entre elles font intervenir la forme de la cécidie, ou sa position par rapport aux tissus normaux, ou sa croissance; elles oublient, d'une part que la structure interne de la cécidie présente un intérêt certain, et d'autre part, que la galle ne doit pas être considérée d'après un processus particulier, mais d'après l'ensemble des processus qui l'engendrent. Si Küster ayant observé les structures histologiques différentes des galles partage les histioïdes en kataplasmatique et protoplasmatique il n'en reste pas moins que sa classification éloigne parfois des galles de même structure, car la forme joue à elle seule ici encore un trop grand rôle.

L'étude que nous avons faite nous a permis de montrer que les cécidies présentaient entre elles des différences et des ressemblances qui permettaient de les classer par affinités en se basant sur un ensemble de faits comme l'ouverture de la cécidie, sa structure anatomique (tissu nourricier, épiderme nourricier, lignification, etc) et cytologique (hypertrophie cellulaire, hypertrophie nucléaire simple ou par synthèse intranucléaire de chromatine, etc). On constate alors que ces groupes se rattachent assez étroitement aux groupes systématiques des agents vecteurs: il y a parallélisme entre le "type" de galle (considéré à ces divers points de vue) et le groupe auquel appartient le cécidozoaire ou le cécidophyte. Il semble donc que la classification la plus naturelle doive se fonder simplement sur l'agent vecteur de la cécidie.

Nous partagerons les cécidies d'abord en Zoocécidies et Phytocécidies. Le premier groupe comprendra les zoocécidies d'Arthropodes (qui seront classées par ordre de complications croissantes) et les zoocécidies de Nématodes si différentes des premières. Dans les Phytocécidies nous placerons les mycécidies (en restreignant ce terme aux cécidies de Champignons telles que nous les entendons d'après le chapitre précédent, c'est-à-dire, en enlevant, en particu-

lier, les rouilles, etc) et les bactériocécidies. Celles-ci à leur tour, se partageront en nodosités de Légumineuses et tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*, suivant la terminologie proposée.

I° ZOOCECIDIES .

a. Zoocécidies d'Arthropodes

Acarocécidies.

Hemiptéroécidies.

Diptéroécidies.

Hyménoptéroécidies.

b. Nodosités de Nématodes.

II° PHYTOCECIDIES .

a. Mycocécidies

b. Bactériocécidies.

Nodosités de Légumineuses.

Tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*.

Bien entendu, comme nous l'avons fait remarquer, des termes de passage s'observent entre les divers groupes.

CHAPITRE VII.- VUE D'ENSEMBLE SUR LES CECIDIES

4° PARTIE

LA CECIDOGENESE

I° HISTORIQUE

En même temps que se poursuivaient l'étude et la recherche de nouvelles cécidies, se faisaient jour des hypothèses relatives au mécanisme de leur production, hypothèses pour lesquelles, d'après Lacaze-Duthiers, "on retrouve les opinions qui ont caractérisé tour à tour les écoles de pathologie numaine. Ainsi Redi était animiste, Malpighi chimiste, Réaumur et les auteurs de l'Encyclopédie méthodique organo-pathologistes". Plus tard s'adjoindra à ces théories celle de l'Ecole vitaliste.

Nous résumerons les idées de Redi et de Malpighi d'après le travail de Courchet. Cet auteur écrit : "l'observation de ces sortes de tumeurs végétales et surtout la présence dans leur intérieur d'animaux vivants, avaient fait naître au début, les hypothèses les plus bizarres, et les partisans de la génération spontanée s'étaient naturellement emparés de ces faits pour en faire une preuve des plus puissantes en faveur de leur théorie Redi lui-même ne pût s'empêcher de tomber dans une erreur presque incompréhensible en attribuant aux arbres et aux plantes une âme végétative chargée de produire les vers des galles. Et pourtant il avait bien soupçonné que ces insectes pouvaient bien provenir d'oeufs que des mouches auraient déposé dans le tissu des Végétaux". Malpighi, toujours d'après le même auteur, "vit lui-même l'insecte déposer l'oeuf dans les tissus de la plante, et dès lors, il n'eut plus aucun doute sur l'intervention d'un organisme animal dans la production des galles; il avait même pensé qu'un liquide spécial devait être introduit dans le Végétal en même temps que l'oeuf destiné à y éclore " et ce venin " rencontrant dans l'intérieur de l'arbre un acide vitriolique il s'établissait une fermentation d'où résultait la galle".

Réaumur qui étudia de nombreuses galles et rechercha leur agent causal émit lui-aussi des hypothèses sur leur production. Il attribua leur formation à une action toute mécanique. "L'insecte en aspirant les sucs dans une partie quelconque de la plante, sur une feuille par ex., y détermine un appel de sève anormal..... les parties voisines s'épaississent. L'endroit piqué s'élèvera au-dessus de la surface de la feuille et formera en même temps une petite cavité du côté où est l'insecte". L'insecte continue à piquer cette cavité et celle-ci s'agrandit, "s'étend en s'allongeant... Dès que l'insecte s'éloigne de l'ouverture rien ne contribue à la conser-

ver, les parois vont se rapprocher assez vite et la boucher.... Voilà l'insecte renfermé dans une vessie oblongue: là il va mettre au jour des petits qui, dès qu'ils sont nés, piqueront la galle chacun de leur côté; les piqures étant multipliées, la galle étant sucée continuellement, en va croître davantage, et piquée et sucée sur presque tous les endroits de sa surface, elle prendra une figure plus arrondie, celle d'une espèce de boule ou de poire; il lui restera une sorte de pédicule par lequel elle restera attachée si les insectes la piquent moins vers l'origine que dans le reste de sa surface; cette portion moins piquée se gonflera moins". Mais cette théorie qui peut s'admettre dans le cas de galles renfermant une multitude de parasites perd de sa valeur pour les galles de Cynipides qui ne déposent qu'un seul oeuf. Réaumur tente encore d'expliquer ces galles par une influence mécanique et pense que l'oeuf peut "déterminer le suc à se porter plus abondamment dans la galle qu'il ne se porte dans les autres parties de la plante". De plus il admet que l'oeuf en se nourrissant avec activité, devient comme un centre de chaleur dont l'influence contribue à activer la végétation en ce point .

Pour de Lacaze-Duthiers (1853) la piqure de l'insecte ne joue qu'un très faible rôle; il écrit : " l'incision, la blessure n'ont à nos yeux qu'une part bien secondaire dans la production des galles ". Ce qui est essentiel, c'est le liquide déposé par l'insecte vecteur, en particulier par les Cynipides, au moment de la piqure. Il suffit d'exciter l'animal dit l'auteur "pour voir à l'extrémité de la tarière une gouttelette de liquide". Malpighi avait bien vu cette production et il lui attribuait bien la formation des galles mais " seulement par un mode d'action impossible". L'auteur termine en admettant la spécificité du venin: "quand nous voyons un même chêne présenter les dix espèces de galles qu'il nous a été permis d'étudier sur ses feuilles, quelle force et quelle vérité ne prend pas le principe de la spécificité, de la qualité du venin". Par ailleurs il note que " le plus souvent l'oeuf n'est pas encore éclos que la galle est déjà bien avancée dans son développement". En résumé de Lacaze-Duthiers donne au venin déposé par l'insecte tout le pouvoir cécidogénétique.

Prillieux (1876) admet, dans les processus cécidogénétiques, - il s'agit d'Hyménoptères - deux phases : la première, due à la piqure, qui aboutit à la formation " d'une petite quantité d'un tissu particulier identique à celui qui se produit sur toute plaie faite à un Végétal où la vie est encore active. Ce tissu cicatriciel, formé par cloisonnement des cellules voisines de la plaie ferme la blessure; son développement est très limité ". La seconde est due à " l'irritation spécifique qui accompagne le dépôt de l'oeuf et que cause probablement une sorte de venin que l'insecte verse dans la plaie". "Sous son action l'hypertrophie et le cloisonnement répété des cellules enlèvent au tissu normal sa consistance et sa structure. Les cellules qui étaient parvenues à la forme particulière qui devait normalement être définitive pour elles, s'élon-

gées par ex. dans un sens déterminé se métamorphosent en se multipliant par cloisonnement, en un tissu homogène dont la croissance est absolument indépendante, et qui offre le caractère anatomique d'un tissu primordial en voie de multiplication et d'accroissement très intense ". Pour Prillieux c'est bien la substance déposée par la tarière qui provoque une irritation spécifique d'où sort la galle. Il est donc en accord avec de Lacaze-Duthiers.

Courchet (1880) admet les deux influences : mécanique et celle d'un venin. Il remarque cependant que la mort ou le départ accidentel des insectes empêche le développement complet de la galle, et il ajoute " la présence de l'insecte et l'action sans cesse renouvelée de son venin seraient donc nécessaires au développement complet des galles".

Beyerinck (1883) donne la prééminence dans la cécidogénèse à une substance émise par le parasite. La blessure ne joue pas un rôle important et d'ailleurs pour lui n'existe pas toujours, même chez les Hyménoptères. Le liquide cécidogène est considéré par l'auteur comme une sorte particulière d'enzyme qui excite le protoplasma à s'accroître et à se multiplier . Il croit pouvoir conclure pour les Hyménoptéroécidies que la formation du gall-plastem est déterminée par les jeunes larves en voie de développement.

Laboulbène (1892) cherche à obtenir expérimentalement des galles; il essaye des piqûres, des incisions, des insertions de sable, de fragments de verre, de parcelles de métaux; mais il obtient des résultats peu satisfaisants. "L'introduction d'œufs de divers insectes non gallicoles, à larves phytophages, est restée à peu près inerte". Les résultats sont tout aussi négatifs avec le venin d'Abeille, de Guêpes ou des acides, l'acide formique en particulier. Ce qui réussit le mieux est "l'inoculation au Végétal d'un peu d'eau distillée ayant imprégné ou lavé des larves de Cécidomyides " ou "l'introduction d'un fragment du tégument de ces larves " ou encore " l'inoculation du liquide recueilli après arrachement ou section de la tête sur plusieurs larves galligènes". Il termine en disant que les galles sont dues " suivant l'idée agrandie de M. de Lacaze-Duthiers, à des substances liquides sortant du corps des animaux ou des Végétaux galligènes", provenant soit " des glandes annexées à l'appareil génital femelle " soit passant à travers " les membranes molles et extensibles d'un œuf". "La même cause agit si le liquide est sécrété par les cellules d'une glande s'ouvrant dans la bouche avec ou sans organe de succion, ou s'il transsude des parois même du corps d'une larve, d'un Helminthe, ou enfin, s'il est fourni par une Bactérie galligène. Ce n'est donc ni une piqûre, ni une incision, ni un corps étranger qui peuvent produire une excroissance végétale durable, une véritable galle, ce sont des matières solubles, élaborées par des cellules animales ou végétales, et ces matières liquides ont une action spéciale, nécessaire, indispensable". L'auteur ne donne cependant pas la

description des néoformations qu'il a obtenues. Il précise que pour les Tenthredinides la galle " est due sûrement au liquide spécial de l'insecte femelle " car la larve n'apparaît que tardivement; que pour les Cynipides l'accroissement de la galle est peu rapide: l'oeuf déposé grossit, il y a endosmose et surtout exosmose active: c'est donc lui l'agent causal. Pour les Diptères la larve lui paraît humide, tandis que les Aphides émettent un liquide buccal vénéfique et que les Acariens ont une salive venimeuse. L'auteur indique la même cause pour les Nématocécidies et les Phytocécidies.

Pour Fockeu (1896) les cécidies étudiées (Acarocécidies et Diptéroécidies) "proviennent de la réaction des tissus foliaires contre l'action encore mal définie d' Acariens ou de Diptères. La réaction opposée par la feuille équivaut à un travail de défense, de protection, tendant à englober l'animal. La feuille fournit à l'animal l'abri et le couvert Dans les cas de Diptéroécidies jamais l'excroissance gallaire n'apparaît avant l'éclosion de la larve et la larve grandit en même temps que celle-ci ". Il ne peut admettre pour les Cécidomyides l'action cécidogène d'une piqure ou d'une gouttelette de liquide car " ces insectes n'ont pas de tarière; ils poussent simplement leurs oeufs entre les écailles du bourgeon et la larve qui en sort provoque seule la formation de la galle ". Dans le cas des Acarocécidies les parasites sont susceptibles de changer de place et de provoquer des changements dans la forme de la cécidie . Il admet enfin pour les Cécidomyides trois possibilités de genèse de la galle : " 1° l'extrémité antérieure de la larve engagée à l'intérieur des tissus joue le rôle d'un corps étranger introduit dans une blessure et l'action de l'animal serait alors toute passive, la feuille réagissant seule pour englober le corps étranger vivant ; - 2° la larve introduit dans la lésion qu'elle détermine par ses pièces buccales un liquide spécial, sorte de venin, qui agirait comme celui des Cynipides .- 3° la larve se contente de sucer la sève de la plante et ses suctions activeraient le cloisonnement des cellules sur lesquelles elle opère ". Pour l'auteur la cause mécanique première ne suffit pas, " la troisième hypothèse combinée ou non à la seconde, me paraît plutôt correspondre à la réalité ".

Houard (1903) admet l'existence d'une action cécidogène qui, partant du parasite, excite un point particulier ou se fait sentir uniformément dans toutes les directions et engendre les structures qu'il observe dans les différentes galles qu'il étudie . Cette " action cécidogène va en diminuant au fur et à mesure qu'on s'éloigne du parasite, d'où la notion du rayon d'activité cécidogénétique ". La période de croissance de la galle correspond au stade de vie active de l'animal; " à cette période succède un état scléreux en relation avec la métamorphose de l'animal".

Molliard (1910) pense que les parasites introduisent dans la cellule une substance qui contiendrait en particulier une diastase protéolytique; la transformation en azote ammoniacal ou en amides, dans les feuilles attaquées, des matières albuminoïdes

et leur accumulation dans les tissus gallaires expliqueraient les réactions gallaires .

Küster (1911) admet en général une action chimique et pour Weidel (1911) la larve, dans les galles de Cynipides, produit à sa sortie de l'oeuf, une substance qui attaque les tissus avec une grande rapidité.

Cosens (1912) admet lui-aussi l'existence d'un pouvoir stimulant de nature enzymatique mais qui ne s'observe bien que chez les Cynipides. Pour les galles en bourse le stimulus est dirigé suivant une seule direction, pour les formes sphériques il est disséminé dans toutes les directions . Nous retrouvons là le rayon d'action cécidogénétique de Houard.

Molliard a, au cours de ses recherches, essayé de reproduire expérimentalement des galles (1917). Tout d'abord en cultivant des racines de Pois sur un filtrat de culture de *Rhizobium radicicola* : les racines ainsi traitées montrèrent des phénomènes d'hyperplasie et d'hypertrophie des cellules corticales accompagnées d'hypertrophie nucléaire. Ces aspects présentent des ressemblances lointaines avec les phénomènes observés dans les galles. Une seconde expérience est la suivante : il broye des larves d'*Aulax papaveris*, filtre le liquide et l'inocule par un canal dans la paroi du jeune ovaire de *Papaver Rhaeas*. Au bout de quelques jours un nombre variable de placentas sont fortement hypertrophiés " présentant une similitude d'aspect et de structure tout à fait remarquable avec ceux qui sont déformés par les larves ". Il n'observe cependant pas de transformations graduelles, en particulier la formation d'un tissu nourricier . Il est évident que les conditions expérimentales sont loin d'être comparables aux conditions naturelles de la cécidogénèse.

Pour Kostoff et Kendall (1929) la formation des galles peut être attribuée à une action mécanique accompagnée d'une action chimique (sécrétions de l'oeuf et de la larve , hormones de blessure; mais ces dernières ne sont pas forcément nécessaires) Les auteurs font allusion aux rayons mitogénétiques mais pour en minimiser l'importance. Kendall admet pour les *Acarocécidies* qu'il étudie les mêmes processus (action mécanique due aux chélicères des acaréens et produits de sécrétion introduits dans les cellules et provenant des glandes salivaires)

Maresquelle (1935) dans ses études sur la cécidogénèse étudie les étapes de celle-ci et observe dans un premier cas, un défaut d'allongement accompagné d'une dépolarisation de la croissance : par ex les entre-noeuds se raccourcissent, les limbes foliaires se froncent . Mais dans des cas plus évolués il apparaît une croissance nouvelle qui rend la galle complexe et de ce fait la partie atteinte pourra présenter une croissance en quelque sorte secondaire. Citons encore les travaux de Schnell (1936) et un

dernier article de Maresquelle (1937) sur les processus fondamentaux de la cécidogénèse. Ces processus peuvent être résumés comme suit : le premier d'entre eux est l'hypertrophie parasitaire, entendu au sens large du terme, quelle qu'en soit la forme ou l'orientation, quel qu'en soit d'autre part le procédé histologique : soit par hyperplasie cellulaire soit par gigantisme des cellules. Le deuxième processus est représenté par les phénomènes d'inhibition: inhibition de croissance, par ex. raccourcissement de la longueur normale d'un organe ou inhibition de différenciation qualitative des tissus; dans ce cas prédominent les parenchymes indifférenciés. Enfin le troisième processus est celui des phénomènes d'adaptation correspondant à toutes les différenciations qui s'observent dans les galles et qui se réalisent au cours de leur développement : tissu nourricier, zones lignifiées par ex. Il n'est pas nécessaire que ces trois processus soient tous présents en même temps pour qu'il y ait cécidogénèse. Maresquelle conclut en disant que le problème des galles est lié au problème des organisateurs de croissance.

Rose (1936-1941) puis Rose et Berthelot, ont essayé d'obtenir des galles par inoculation à l'aide d'ampoules de liquides actifs (venin de cobra par ex.) ou par piqûres simples à l'aide d'aiguilles creuses ou de stylets. Rose indique avoir obtenu de cette façon, sur des racines, une hypertrophie considérable des cellules au contact de la piqûre avec cloisonnement intense des cellules corticales profondes dont les noyaux se divisent par amitose ou encore de petites tumeurs réactionnelles sur la feuille de Chou cultivé.

Nystérakis donne (1946) une nouvelle interprétation de la formation des galles. Il étudie les galles du Phylloxera et remarque que les insectes renferment " de très fortes doses d'acide indol-acétique, variables d'ailleurs suivant les années et les saisons, plus fortes, en général, à l'arrière-saison". Il ajoute : " l'hypothèse que le Phylloxera pouvait inoculer à la Vigne l'hétéro-auxine qui serait l'agent provoquant la formation des galles se présente immédiatement à l'esprit ". Et l'auteur obtient par injection de solutions plus ou moins concentrées d'hétéro-auxine ou par cristaux, des galles identiques sur les racines, les tiges, mais pas sur les feuilles. Le Myzodes persicae, le Phyllocoptes vitis contiennent de très petites quantités d'auxine, mais leur nombre élevé sur les feuilles " explique les effets qu'ils produisent ". L'auteur conclut : " la mystérieuse substance excitante sécrétée par les insectes piqueurs est tout simplement, tout au moins pour le Phylloxera de la Vigne, une hétéro-auxine élaborée par l'insecte et injectée par lui dans les tissus qu'il pique. N'est-ce pas ainsi qu'agissent certaines Bactéries, notamment celles des Légumineuses ? "

Dans l'ensemble si pour certains l'action mécanique de l'insecte peut encore jouer un rôle dans la formation de la cécidie il semble que pour la plupart des auteurs c'est une

substance chimique émise par l'agent vecteur ou par la larve qui en est responsable; pour le dernier auteur cité il s'agirait même de l'hétéro-auxine ou acide indole-acétique. On peut remarquer d'ailleurs que peu d'auteurs se sont occupés de la genèse de cécidies autres que les cécidies d'insectes ou les nodosités de Légumineuses.

2° PROCESSUS DE LA CECIDOGENESE

La cécidogénèse est l'aboutissement de phénomènes qui sont les uns d'ordre interne (processus internes) les autres d'ordre externe (facteurs externes) Voyons d'abord les processus internes.

a) Processus internes.

Plusieurs processus d'ordre interne se présentent dans la cécidogénèse. Le premier réside dans la dédifférenciation, totale ou non, des cellules attaquées, ou comme l'a signalé Maresquella dans une inhibition de la différenciation normale des cellules; celles-ci, au moment où elles sont touchées par l'action cécidogène, évoluent dans un sens différent du sens d'évolution normal, celui de la cécidogénèse. On peut constater également, par ex. dans les galles de bourgeon, une inhibition d'allongement des entrenœuds. Rarement la galle montre encore le type de cellule de l'organe normal quand celui-ci, par sa forme, présente un caractère particulier. Nous avons vu ainsi quelques galles dans lesquelles le parenchyme palissadique de la feuille était conservé. Mais ces exemples sont peu nombreux; presque toujours les cellules perdent tout caractère spécialisé et par leur cloisonnement aboutissent à des formes cellulaires banales (cellules polyédriques ou globuleuses par ex.) : c'est la tendance à l'homogénéisation des parenchymes. Il y a donc, corrélativement à cette dédifférenciation, hyperplasie cellulaire, qui correspond au second processus interne de la cécidogénèse. Cette hyperplasie de durée plus ou moins longue est suivie ou non d'une hypertrophie cellulaire, accompagnée le cas échéant, de différenciations particulières. C'est le troisième processus cécidogénétique ou processus organisateur.

b) facteurs externes.

Pour quelques auteurs la cécidie serait le résultat de la réaction de la plante au contact de l'oeuf du parasite; pour la plupart elle serait engendrée par le parasite seul.

1° Réaction de la plante

Il ne nous semble pas que la cécidie soit le résultat d'une simple réaction mécanique de l'organe-support; sans cela il est difficile de comprendre pourquoi des oeufs, provenant d'insectes voisins ou non, mais à peu près tous de même taille, produisent sur le même organe de la même plante des galles aussi différentes qu'on peut le constater. L'hyperplasie cellulaire sa durée, son intensité

sont sous la dépendance du parasite. L'hypertrophie cellulaire, la différenciation ultérieure des cellules, la forme et la structure des noyaux gallaires, sont également fonction du parasite puisqu'une feuille peut montrer par ex. des galles avec gaine lignifiée ou non, avec de gros noyaux ou de petits noyaux, suivant qu'il s'agit d'un parasite ou d'un autre. Tout se forme donc sous l'influence du parasite et la réaction propre de la plante, semble-t-il, est nulle ou très réduite. La plante réagit tout d'abord comme elle le fait vis-à-vis d'un corps étranger en provoquant une hyperplasie des cellules voisines: c'est la réaction normale de la plante à un traumatisme, mais cette réaction est ordinairement limitée et il y a formation d'un tissu cicatriciel. Dans le cas des cécidies cette hyperplasie est entretenue pendant un temps variable par le parasite et il ne peut se former de tissu cicatriciel, car l'action du parasite est permanente, continue.

En résumé le parasite se place à l'origine de toutes les formations tissulaires de la cécidie.

2° Le parasite

C'est donc le parasite qui agit mais il reste à savoir par quels moyens. Deux possibilités se présentent ici: ces moyens sont d'ordre mécanique ou chimique

a. moyens mécaniques

Dans la plupart des cas l'insecte dépose ses oeufs à la surface de l'organe et, à partir du point initial ainsi touché se développe la cécidie. Par contre les Hyménoptères sont munis d'une tarière dont la pique permet l'introduction des oeufs à l'intérieur de l'organe. Dans ce cas il y a blessure de la plante. Cette blessure peut-elle, à elle seule, provoquer le début de la cécidie ou la cécidie tout entière? Il ne nous semble pas qu'il en soit ainsi. De nombreuses expériences sont là pour le démontrer; que l'objet employé soit gros ou fin, que la pique traverse l'organe ou non qu'elle atteigne un parenchyme, une zone de cellules différenciées ou même un cambium il ne se produit qu'un tissu de cicatrisation tout autour des cellules nécrosées. Ce tissu de cicatrisation obture, par la suite, le canal sans qu'il apparaisse de formations particulières. On ne peut donc admettre qu'un tel moyen mécanique soit un élément essentiel à la formation de la cécidie. Il reste donc les facteurs chimiques.

b. facteurs chimiques

On attribue dans ce cas la formation totale de la cécidie à l'action de facteurs chimiques qui agissant sur les cellules entraînent leur dédifférenciation, leur multiplication, leur hypertrophie ultérieure et, le cas échéant, leurs spécialisations particulières.

Il se peut que la multiplication cellulaire entraîne à elle seule la différenciation des cellules, la substance agissante étant d'abord excitomiotique.

= les zoocécidies d' Arthropodes

Les effets constatés dans les galles sont une hyperplasie et une hypertrophie des cellules. Comme nous l'avons fait remarquer maintes fois la disposition relative des zones, l'une à petites cellules où se poursuit l'hyperplasie, l'autre à cellules hypertrophiées, présente une certaine régularité, ceci en particulier dans les Acarocécidies, les Hémiptéroécidies et un certain nombre de Diptéroécidies où la zone à petites cellules se place contre le parasite et la zone à cellules hypertrophiées au-delà. Cette disposition régulière des cellules qui en première approximation augmentent de taille de l'intérieur vers l'extérieur fait penser immédiatement à l'action d'une substance qui, à des concentrations variant dans un sens déterminé, est excito-miotique puis hypertrophiant. De là, comme nous l'avons vu, est née la notion d'un gradient de concentrations de cette substance qui nous a permis dans l'ensemble d'expliquer la formation des cécidies simples.

La disposition régulière des tissus fait penser qu'une seule substance peut provoquer au voisinage du parasite, où elle atteint le maximum de concentration, une multiplication cellulaire et au-delà, par changement de concentration, une hypertrophie; on peut, en effet, supposer que la concentration de la substance agissante diminue au fur et à mesure qu'elle s'éloigne du lieu d'émission, mais aussi au fur et mesure du développement larvaire. On constate d'ailleurs à la fin de la vie gallaire une tendance générale à l'hypertrophie de toutes les cellules gallaires; et ce fait est favorable à notre hypothèse car à la fin de la vie larvaire la substance est certainement produite en moins grande quantité et à plus faible concentration. En même temps ce phénomène nous montre bien l'action agissante de la larve enfermée dans la galle

Dans la plupart des cas, comme nous l'avons indiqué, il y a seulement dépôt des oeufs sur la feuille. Ces oeufs se développent et au bout d'un certain temps, peut-être court, les jeunes larves émettent sur la feuille cette substance qui diffusant provoque au voisinage immédiat la multiplication cellulaire. Ce serait donc les larves en voie de développement qui, à partir d'un certain moment et durant le cours de leur vie larvaire, engendreraient ce facteur chimique. En particulier pour les Aphides où l'ovoviviparité est presque la règle l'élément actif de la formation de la galle ne peut être que les jeunes larves; Kendall a fait d'ailleurs remarquer qu'il fallait pour les Acariens un long délai: si l'on enlevait les larves le développement de la cécidie se faisait mal et les tissus tendaient à reprendre leur développement normal. Il en est de même pour Mikiola fagi et les expériences de Mme Vorns-Ravillard ont montré que la destruction plus ou moins précoce des larves aboutit à une cécidie plus ou moins parfaite. Le

même auteur a également remarqué que l'arrêt de croissance n'est pas instantané; il se produit un faible accroissement de volume d'autant plus marqué que la larve est, au moment où elle est détruite, plus jeune. Ceci paraît montrer l'absence de toute action mécanique des larves et apporter un argument de plus à la théorie chimique : la substance émise agissant encore après la mort de la larve.

Dans le cas des Hyménoptères la pénétration de l'oeuf serait accompagnée du dépôt d'une gouttelette de liquide; celui-ci aurait une action initiale et provoquerait le début de la multiplication cellulaire. Pour de Lacaze-Duthiers c'est "un premier fait irrécusable; la tarière des insectes peut déposer dans la plaie qu'elle fait au végétal un liquide particulier". Cette substance agit sur les cellules atteintes et provoque leur multiplication. Peut-on admettre avant d'aller plus loin que cette substance en est capable ? De Lacaze-Duthiers établit, à ce point de vue, quelques rapprochements entre la pathologie végétale et la pathologie animale et écrit : "entre la pique de l'aiguillon d'un Hyménoptère et celle d'une épingle il n'y a que la différence d'un liquide déposé; et comme les effets consécutifs sont différents, nous devons attribuer la différence au liquide qui jouit donc de propriétés spéciales lui permettant d'agir sur nos tissus. La pique d'une Guêpe, celle d'un Scorpion différent aussi; dans ce dernier cas la tuméfaction peut s'étendre à tout un membre, et la douleur persister quelquefois des années. Enfin la Vipère, le Crotale, inoculent des venins ayant chacun leur mode propre et différent d'action". Et maintenant pourquoi refuserions nous de reconnaître que le liquide déposé par un Cynips, en même temps que ses oeufs, possède des qualités telles qu'il produit sur le Végétal une action analogue à celle que l'Abeille produit sur nos tissus ? ". Le terme analogue est en réalité impropre mais enfin l'effet produit par le venin d'Abeille sur nos tissus peut faire comprendre l'effet produit sur les tissus végétaux par le "venin" de l'insecte vecteur. On peut, par conséquent, penser que le liquide déposé est capable de provoquer des multiplications cellulaires.

Mais une goutte de substance ne peut à elle seule entraîner l'apparition d'une formation aussi importante et volumineuse qu'est par ex. la cécidie de *Neuroterus baccarum*; il faut donc admettre ici encore que le développement de la cécidie est entretenu par l'oeuf, ou, dit d'une autre façon, par les produits sécrétés au cours du développement de ce dernier. Mais au bout d'un certain temps l'oeuf entré en développement, et qui se situe alors au centre de cette masse de cellules en voie de multiplication, donne naissance à la larve; celle-ci va exercer sur les cellules placées contre elle une action nouvelle qui va s'ajouter à la première, et ce sera le début de la formation du tissu nourricier. Celui-ci est, en effet, déjà ébauché dans ces cécidies jeunes, grosses comme des têtes d'épingles et ne présentant encore aucune trace de lignification; comme le dit de Lacaze-Duthiers "le plus souvent, l'oeuf n'est pas encore éclos que la Galle est déjà bien avancée dans son développement". Cette action nouvelle chez les Cynipides

sera essentiellement hypertrophiante et les cellules subiront une hypertrophie plus ou moins importante, qu'accompagnera celle du noyau; elle n'aura pas, d'ailleurs, un champ d'action vaste, car ce dernier sera limité à une dizaine d'assises de cellules environ; son effet sera maximum au voisinage de la larve et de là, dégressif jusqu'à la limite indiquée. Le phénomène hypertrophiant diminue d'intensité en s'éloignant du parasite, d'où des cellules de moins en moins grandes. Mais, en même temps, la multiplication cellulaire s'arrête dans toute cette région et ne s'exerce plus qu'à partir de la limite externe du tissu nourricier. On voit, en effet, dans les galles jeunes, à ce niveau et dans le cortex, de nombreuses divisions qui sont toutes normales; ces divisions cessent d'ailleurs au bout d'un certain temps. Il se différencie ensuite une gaine lignifiée ou bien le parenchyme se lignifie totalement : il se peut que la même substance d'abord hypertrophiante puisse plus tardivement provoquer des modifications du métabolisme cellulaire entraînant la lignification.

Pour les Tenthredinides le début du processus serait identique, mais la substance emise par la mère, l'oeuf et enfin la larve serait surtout excito-mitotique, d'où un tissu nourricier important, formé de petites cellules se multipliant abondamment.

Il y aurait donc pour les Hyménoptères, et en particulier pour les Cynipides, intervention de deux éléments chimiques, l'un dû à la mère qui engendrerait la galle dans son ensemble, l'autre dû à l'oeuf et à la larve; le second organiserait le tissu nourricier.

Les formes les plus difficiles à expliquer sont les formes intermédiaires des Diptéroécidies qui se rapprochent plus ou moins des Hyménoptéroécidies: écidiées de *Perisia fraxini*, d'*Oligotrophus* *Reaumurianus* par ex. Ici la présence d'une gaine lignifiée perturbe les aspects habituels des écidiées de Diptères du type simple, analogues à ceux de *Perrisia affinis*.

On constate donc que, pour chaque groupe zoologique, les analogies se retrouvent dans le mode de construction des galles. Mais dans tous les groupes s'observent ces phénomènes essentiels, ces phénomènes de base que sont l'hyperplasie et l'hypertrophie cellulaire et nucléaire, lesquels il faut encore le remarquer, occupent vis-à-vis de la substance qui les engendre des positions relatives qui sont toujours les mêmes. Ce n'est que secondairement que se modifie la structure primitive normale.

Cette substance est évidemment hypothétique; cependant des expériences faites par Molliard sur le Haricot avec des jus de cultures de *Rhizobium radicicola* d'une part, sur les capsules de *Papaver Rhæas* d'autre part, expériences relatées dans la partie historique, permettent de croire à son existence. De plus son double effet entraînant à la fois l'hyperplasie et l'hypertrophie

nucléaire et cellulaire peut paraître à certains douteux; nous nous contenterons à ce sujet, de rapporter ici quelques phrases d'un article de Maresquelle sur les processus fondamentaux de la cécidogénèse : " Il est remarquable que le " pouvoir désorganisateur " des parasites cécidogènes se fasse sentir sur des phénomènes d'organisation et de différenciation de nature assez variée, comme s'il y avait entre eux tous un élément commun, comme si ces phénomènes multiples utilisaient un mécanisme uniforme, sur lequel l'action cécidogène pût avoir prise d'un seul coup. Il est impossible d'interpréter actuellement ce fait, Il est curieux d'en rapprocher le fait que les auxines, qui sont le principal véhicule de corrélation connu, peuvent agir sur des processus bien divers, extension cellulaire, sortie des racines, vitalité d'un organe de soutien, post-floraison, etc. On voit donc que l'organisation du développement peut utiliser un seul agent pour plusieurs fins".

Notre manière de voir est en accord avec les idées de Maresquelle

= Les nématocécidies.

La cécidogénèse dans les Nématocécidies paraît s'expliquer aussi par l'action chimique d'un produit émis par le parasite, au cours de son développement. Cette substance, étant donné l'emplacement des cellules-géantes, autrement dit du tissu nourricier, tout autour de la partie orale du nématode, ne peut provenir que des glandes situées dans cette région. Cette opinion est aussi celle de Nemec; il écrit en effet : le Ver arrivé aux éléments conducteurs secréterait une substance qui exciterait les cellules à la division, provoquerait la formation d'un riche cytoplasme, la dissolution des membranes.

L'action mécanique du Ver est nulle; on ne voit nulle part de cellules particulièrement abimées et les cellules-géantes elles-mêmes ne paraissent pas, à première vue, être l'objet d'une action brutale du parasite.

La substance émise par le parasite serait à la fois hyperplasiante et hypertrophiante. Cette substance est-elle capable de lyser en même temps les membranes cellulaires ? Il est difficile de le savoir; dans l'affirmative il n'y aurait qu'une seule et unique substance chimique organisatrice.

La structure "squelettique" ou de "désintégration" des noyaux des cellules-géantes, peut suivre le prélèvement seul de la matière vivante par le parasite ou le prélèvement accompagné du déversement d'une substance toxique à l'intérieur des cellules nourricières.

= Les mycocécidies.

La mycocécidie étudiée paraît se rattacher aux Hé-

mytéroécidies et aux Acarocécidies. Il peut intervenir aussi, comme dans ces dernières une substance chimique agissante émise par le mycélium ou l'appareil reproducteur et dont la diffusion entraîne la construction de la cécidie.

= Les nodosités de Légumineuses .

Les nodosités de Légumineuses paraissent devoir aussi leur formation à une substance émise par la bactérie. Si l'on trace un axe d'invasion bactérien on observe à l'extrémité de la nodosité peu de bactéries, dans les couches plus profondes un nombre plus élevé, puis viennent les cellules centrales de la nodosité complètement bourrées de bactéries et de bactéroïdes. Sur le même axe on constate, dans le même sens, des cellules en division, des cellules qui ne se divisent plus, mais qui, avec leur noyau, s'hypertrophient, puis des cellules et des noyaux fortement hypertrophiés et enfin de grandes cellules aux noyaux toujours gros mais de formes atypiques. Il y a un parallélisme complet entre ces deux aspects. La bactérie est l'élément agissant et avec l'augmentation progressive de leur nombre se constate une modification de plus en plus profonde du noyau et de la cellule. La bactérie agit par une substance dont la concentration varie, non avec la distance, mais avec le nombre et qui, après avoir inhibé la mitose, hypertrophie et tue probablement la cellule et le noyau. On pourrait penser que l'accumulation des bactéries dans la cellule entraîne mécaniquement les troubles apportés. Si cela peut, à la rigueur, expliquer la forme du noyau dans les cellules fortement hypertrophiées, on ne peut invoquer pour les cellules aux trois-quarts libres de bactéries, elles-mêmes déjà agrandies et qui montrent un noyau hypertrophié.

L'action bactérienne est aussi une action chimique, mais dont les effets paraissent s'exercer à l'inverse de ce qu'on a vu dans les cécidies d'insectes : substance en faible quantité : hyperplasie; en forte quantité : hypertrophie cellulaire et nucléaire.

= Les tumeurs à Phytomonas tumefaciens.

Dans les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* les cellules bactériennes agissent probablement, et cela la plupart des auteurs ne le contestent pas, par voie chimique. Comme toujours ces substances sont hyperplasiantes au voisinage immédiat du parasite, créant ici des nodules tumoraux dont la multiplication se poursuivra très longtemps. Au-delà de ces nodules la substance chimique, incapable de provoquer la division des cellules avoisinantes, les hypertrophie; il apparaît en même temps des figures atypiques de mitose engendrant des cellules bi et tétranucléées, ou bien des noyaux tétraploïdes ou octoploïdes. Mais ces figures de mitose atypiques, peu nombreuses, disparaissent vite car l'effet produit par l'inoculation cesse à la suite de la faible augmentation du nombre des bactéries dans ce milieu, si peu favorable à leur croissance. La substance chimique est alors émise en trop faible quantité pour être active.

En revanche la cellule qui, primitivement, a subi l'action bactérienne, profondément modifiée, continue à se multiplier et c'est elle qui engendre la presque totalité de la masse tumorale.

c. En conclusion

La cécidie, en général, se construit par l'action d'une ou de deux substances chimiques. Dans le premier cas cette substance est hyperplasante en premier lieu et plus tard hypertrophiante; les deux processus coexistent dans la paroi de la galle et les tissus qu'atteint l'un ou l'autre effet présentent une disposition réciproque toujours la même. Dans le second cas la deuxième substance amène des changements au sein de la première formation tissulaire et est propre au parasite qui loge dans la cécidie. La construction de la cécidie peut donc faire intervenir soit seulement l'habitant de la galle soit l'habitant et l'insecte vecteur.

L'hyperplasie gallaire et l'hypertrophie gallaire sont fonction de la concentration de la substance émise, au moment où elle agit.

CHAPITRE VIII

C A N C E R

=====

L'étude des tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*, qui par tant d'auteurs ont été qualifiées de cancer des plantes, amène tout naturellement à celle des cancers reconnus c'est-à-dire des cancers humains et animaux, spontanés pour les premiers, provoqués au laboratoire pour les seconds.

L'observation des tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* a révélé la présence au sein de la masse principale néoformée qui se multiplie par voie normale, de figures mitotiques et de noyaux anormaux. Par ailleurs, il est de notion classique que les cancers humains et animaux présentent normalement c'est-à-dire indépendamment de tout traitement (par les radiations par ex.) un grand nombre d'images mitotiques dont certaines sont régulières et d'autres atypiques. Il était donc intéressant de faire une étude parallèle des aspects cytologiques de ces deux types de tumeurs afin de préciser les points communs qui les unissent et les dissemblances qui les éloignent. C'est à cette comparaison que nous nous sommes attaché.

Nous avons fait cette étude en appliquant les méthodes de fixation et de coloration habituellement utilisées pour le règne végétal par les cytologistes de cette discipline. Les échantillons prélevés par biopsie lors des consultations pour les cancers humains ou lors des autopsies pour les cancers animaux sont fixés immédiatement au Helly au Nawashin ou au Benda. Les colorations employées sont, dans le premier cas, la réaction nucléale de Feulgen, dans les autres cas l'hématoxyline. Nous avons également utilisé la technique à l'hémalum-éosine-safran. Ces colorations nous ont donné de bons résultats.

HISTORIQUE

Les anomalies de la division nucléaire sont un des faits les plus frappants de la cytologie des tumeurs malignes; elles sont connues depuis fort longtemps: Virchow (1867), Hanseman (1890), Boveri (1903), pour ne citer qu'eux seuls, les avaient déjà observées. Ménétrier dans son traité sur le Cancer (1926) en fait aussi la description; pour ce savant tous les modes de division peuvent être observés. Les caryocinèses sont normales ou non; il décrit ainsi des divisions nucléaires multipolaires dans des cellules volumineuses, des irrégularités de forme, de nombre, de

volume des noyaux et des chromosomes, la dispersion de la chromatine dans le cytoplasme, la dégénérescence des noyaux, la présence de noyaux hyper et hypochromatiques, etc. Ces anomalies ont, par la suite, donné lieu à des publications extrêmement nombreuses, soit qu'elles s'intéressent plus particulièrement à ces aspects nucléaires, soit qu'elles y fassent seulement une place limitée. Nous citerons tout d'abord deux publications qui résument une grande partie de la bibliographie du cancer, considérée sous l'angle cytologique.

La première est due à Levine qui, en 1931, publie un travail important sur la cytologie des cancers humains et animaux; ce travail constitue la deuxième partie d'un diptyque dont la première est consacrée aux tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*. Il ressort de cette étude que les tumeurs humaines et animales sont essentiellement constituées, d'après le nombre de chromosomes qu'elles contiennent, par trois sortes de cellules : des cellules diploïdes, des cellules tétraploïdes et des cellules polyploïdes. Les cellules diploïdes sont d'apparence normale et leur noyau se divise par mitose; le cytodielrèse est normale mais peut parfois manquer: la cellule devient binucléée; en général le fuseau est bipolaire, cependant on observe des fuseaux tri ou tétrapolaires. Les tumeurs présentent des variations autour du nombre diploïde de chromosomes et l'auteur indique la présence de cellules subdiploïdes et hyperdiploïdes. Les cellules tétraploïdes sont assez nombreuses dans toutes les tumeurs étudiées. Ces cellules, plus grandes que les cellules diploïdes se divisent par mitose, suivie ou non de cytodielrèse. L'auteur observe dans ces cellules des fuseaux bipolaires mais aussi des fuseaux tri ou tétrapolaires. Enfin les cellules polyploïdes sont des cellules géantes uninucléées ou multinucléées. La cellule uninucléée, quand elle se divise, forme un fuseau bipolaire, mais des fuseaux multipolaires se présentent dans les cellules multinucléées; ces fuseaux sont diversement orientés. Beaucoup de cellules-géantes entrent en division mais les chromosomes se divisent sans former de fuseau ou sans organisation quelconque, puis ils diffusent dans le cytoplasme environnant. L'auteur pense que la chromatine dissoute agirait sur les cellules voisines et provoquerait leur entrée en division et leur croissance. L'auteur observe et décrit de nombreuses anomalies dans les tissus cancéreux, mais, dit-il, l'origine de la cellule-géante est seulement spéculative.

La seconde publication, oeuvre de Grynfeldt, date de 1935, et est une mise au point générale de la question. Dans cet article important l'auteur s'attache à l'étude des constituants morphologiques de la cellule qu'il décrit séparément; il donne également une bibliographie étendue de la question. Nous nous permettons de renvoyer à cette publication pour tout ce qui concerne l'histoire de cette partie.

Parmi les travaux plus récents citons ceux de von Moellendorff (1941) qui dans diverses publications décrit des figures atypiques de mitose dans le cancer et celui de Koller (1943) sur l'origine des cellules malignes. Dans les tumeurs étudiées par

ce dernier auteur les cellules montrent un nucléole plus grand, se divisent par mitose normale ou présentent des figures mitotiques anormales; ces dernières sont plus ou moins nombreuses suivant les tumeurs. Les figures atypiques correspondent au manque de coordination entre le mécanisme fusorial et les mouvements des chromosomes. Il existe une relation entre le nucléole (plus ou moins Feulgen-négatif) et les figures anormales: si dans la tumeur la proportion des cellules ayant un nucléole Feulgen-négatif est faible les anomalies sont peu nombreuses; quand elle est élevée les anomalies sont abondantes. Il décrit ensuite très brièvement ces anomalies. Le taux élevé des mitoses et les anomalies observées peuvent s'expliquer par un changement quantitatif dans la synthèse des acides nucléiques, changement dû à l'altération de la région hétérochromatique des chromosomes, provoquant un excès de synthèse de l'acide nucléique.

Nous terminerons en citant dans ces dernières années les travaux de Stowell (1945) et de Thomas, qui, accessoirement, font allusion aux anomalies de la mitose ou à l'augmentation de taille de volume du nucléole déjà signalé par Mac Carty et ses élèves.

ETUDE DE QUELQUES CANCERS

A. - CANCER HUMAIN

Notre étude a porté sur plusieurs cancers développés dans des régions différentes du corps humain. Le premier d'entre eux est un épithélioma du col utérin.

I. - CANCER DU COL UTERIN

a) l'épithélium sain

Nous avons d'abord et à titre de contrôle étudié le noyau et la mitose normale dans l'épithélium sain. Les noyaux sont du type semi-réticulé, (PL.XVII Fig.I), avec un réseau léger, très lâche, porteur de quelques chromocentres. On compte deux ou trois nucléoles, rarement quatre, entourés complètement ou incomplètement d'une ligne chromatique colorée en rouge violacé par le Feulgen. Il arrive que deux de ces anneaux soient reliés entre eux par une desmose, chromatique elle aussi. Le suc nucléaire est d'un rose clair.

A noter que les noyaux du derme sont nettement plus colorés, avec de gros chromocentres; leur structure est donc différente de celle des noyaux épidermiques.

La mitose, dans ces cellules épidermiques, rappelle les descriptions classiques. A noter cependant qu'à la métaphase les chromosomes clivés et en forme d' U s'attachent seulement à la périphérie du plan équatorial du fuseau, ce qui leur donne une

disposition non pas en plaque mais en anneau (PL.XVII fig.2), par ailleurs, cet anneau est lui-même incomplètement fermé, un certain espace restant libre entre le premier et le dernier chromosome. Au cours de l'anaphase les chromosomes se déplacent et viennent se fixer aux pôles où se reconstituent les noyaux normaux. Les centrosomes apparaissent comme de fins granules et se situent aux deux extrémités du fuseau qui, après fixation est toujours fibrillaire. Le partage de la cellule se fait en direction centripète par une sorte de striction se produisant au niveau de l'ancienne plaque équatoriale; quand la striction est complète les cellules-filles sont séparées.

b) l'épithélioma

I. Les noyaux quiescents

Un premier coup d'oeil jeté sur les préparations d'épithélioma révèle l'existence de noyaux quiescents de formes et de dimensions diverses. La grande majorité d'entre eux sont globuleux ou sub-globuleux et d'un ordre de grandeur normal (9 x 6 à 9 microns); d'autres beaucoup moins nombreux sont plus ou moins volumineux et certains peuvent être qualifiés de géants (27x27x12 à 20 microns); ceux-ci sont sillonnés de rides et leur contour apparaît très irrégulier, découpé en lobes plus ou moins importants par des incisures plus ou moins profondes. Ces noyaux sont contenus dans des cellules qui, en rapport avec le volume nucléaire, sont dans le cas des noyaux hypertrophiés, fortement agrandies; la membrane cellulaire reste cependant d'épaisseur normale.

A côté de ces cellules uninucléées s'observent aussi des cellules plurinucléées et tout d'abord des cellules à deux noyaux (PL.XVII fig.3). Ceux-ci étroitement accolés sont, dans certaines cellules - agrandies elles-mêmes - de taille normale; mais dans d'autres cellules, beaucoup plus grandes, leurs dimensions atteignent à peu près le double des noyaux normaux (PL.XVII fig.16); ces noyaux associés apparaissent quelquefois soudés, parfois suivant toute leur longueur, parfois seulement en partie; leur contour est alors irrégulier. Enfin certaines cellules géantes, qui se répartissent entre plusieurs coupes successives, montrent un très gros noyau ou des noyaux plus ou moins nombreux, de taille différente, libres ou soudés entre eux, aux formes quelconques (PL.XVII fig.4,5,8).

Parmi les aspects nucléaires singuliers qui peuvent être décrits dans des cellules qui, sans être géantes, sont déjà hypertrophiées, on signalera par ex. un noyau en forme de couronne à bord irrégulier; dans un autre cas un noyau de même type voisine avec un second noyau très irrégulier qui présente de place en place des sortes de hernies. Une autre cellule contient deux noyaux dont l'un de forme subglobuleuse en accompagne un autre étiré en forme de poire; ce dernier termine sa partie amaïncie par un renflement oblong; la division cellulaire qui devait probablement

se faire au niveau de la striction, entre les deux parties nucléaires, n'a pu avoir lieu. Quant aux cellules géantes leurs noyaux, de très grande taille, aux formes bizarres, creusés de sillons, partagés en lobes, ils paraissent souvent formés de noyaux voisins ayant fusionnés. Voir par ex. les figures 4,5,8 PL.XVII. Bien d'autres aspects, que nous ne décrirons pas, se présentent dans les préparations; les figures de la PL.XVII qui en montrent quelques-uns semblent suffisantes pour indiquer l'allure anormale de ces noyaux, du moins quant à la forme. En effet, leur structure reste dans l'ensemble inchangée; c'est la même armature lâche pourvue de quelques chromocentres, la même coloration du suc nucléaire, à l'exception du nombre de nucléoles qui augmente dans les noyaux de grande taille.

2. La mitose

L'analyse des images mitotiques, nombreuses dans l'épithélium, permet d'observer des cinèses de types divers et que l'on peut répartir en deux catégories suivant qu'elles sont, aux stades consécutifs à la prophase, régulières ou irrégulières. On n'observe jamais, en effet, de figures prophasiques anormales; seul le nombre de leurs chromosomes peut varier (PL.XVII fig 9).

a) les mitoses régulières

Les mitoses régulières sont caractérisées par des images prophasiques, métaphasiques ou télophasiques banales exprimant un comportement chromosomique et un fonctionnement fusorial non troublés. Cependant parmi ces figures les unes présentent le nombre normal diploïde de chromosomes tandis que d'autres sont manifestement polyploïdes, essentiellement tétraploïdes; enfin certaines, beaucoup plus rares, sont haploïdes (PL.XVII fig.6).On notera, en particulier, que les chromosomes se disposent bien en anneau, autour d'un fuseau axial pourvu de ses deux centrosomes.

b) les mitoses irrégulières

Les mitoses irrégulières offrent une grande diversité. Les unes sont faiblement déviées de leur cours normal tandis que d'autres présentent des anomalies très marquées. Nous les décrirons successivement.

Tout d'abord la mitose est régulière ainsi que la cytokinèse, mais une légère perturbation est parfois apportée à la reconstitution du noyau-fils diploïde ou tétraploïde, qui ne reprend pas la forme globuleuse normale. Il arrive, en effet, mais tout de même assez rarement, que la membrane nucléaire nouvelle enveloppe les chromosomes alors qu'ils gardent encore leur disposition en couronne. Le noyau résultant est, comme on l'a décrit plus haut, perforé en son centre et analogue à une bague ou un torse. Cette structure vraiment curieuse a été retrouvée pour quelques noyaux isolés dans la masse néoplasique et aussi, au cours d'une télophase, dans une cellule plurinucléée, à noyaux anormaux (PL.XVII fig.17 a et b).

Dans d'autres cas la mitose se déroule d'une manière apparemment normale jusqu'à la télophase, mais alors la nouvelle membrane ne se différencie pas: il n'y a pas cytokinèse. La cellule devient binucléée avec, soit deux noyaux à $2n$ chromosomes, soit deux noyaux à $4n$ chromosomes. Ces noyaux, comme on l'a déjà dit plus haut, sont souvent étroitement accolés et il est permis de penser que des fusions nucléaires peuvent se produire au moment de l'apparition de la membrane nucléaire nouvelle.

D'autres mitoses sont caractérisées par un fonctionnement fusorial imparfait exprimé soit par une séparation dicentrique défectueuse soit par des mitoses pluripolaires.

Dans le premier cas le fuseau, visible grâce à sa striation fibrillaire, (après fixation bien entendu), montre tout d'abord les chromosomes disposés en un anneau équatorial. Il semble bien que l'agencement en anneau des chromosomes autour du fuseau ait lieu toutes les fois sauf dans un processus anormal que nous décrirons plus loin. Mais la séparation des chromatides métaphasiques ne se fait pas ou a lieu irrégulièrement (PL.XVII fig. I4 et I5).

Les chromosomes clivés et appariés ou les chromatides isolées s'étalent tout le long du fuseau avec des retards divers, ou se groupent en majorité au niveau du plan équatorial, ou encore se disposent en paquets plus ou moins importants sur le fuseau lui-même. Les centrosomes paraissent bien manquer dans la majorité des cas, mais il est parfois difficile de s'assurer de leur absence, le pôle fusorial étant souvent occupé par un petit nombre de chromosomes. Cette description qui correspond à une pseudoanaphase s'applique tout naturellement d'abord à des mitoses diploïdes; comme par la suite le noyau de restitution englobe l'ensemble des chromosomes, les phénomènes de catachromase se déroulant in situ, il est évident que ce noyau sera tétraploïde. Mais d'autres figures du même genre sont visibles dont le nombre de chromosomes est plus élevé. On peut voir, en effet, des prophases à $4n$ chromosomes et des pseudo-anaphases qui, par les mêmes moyens, produisent un noyau octoploïde. Il semble que bien rarement ces anomalies dépassent ce stade. Au fur et à mesure que le nombre de chromosomes augmente on observe des aspects plus désordonnés encore de la mitose; les phénomènes de catachromase peuvent se dérouler dans des groupes de chromosomes plus ou moins séparés qui donneront autant de noyaux eux-mêmes isolés ou réunis. Enfin le fuseau perd parfois sa striation longitudinale et apparaît alors comme homogène.

Et l'on arrive au deuxième cas qui est celui des mitoses pluripolaires; ces mitoses montrent une répartition inégale des chromosomes entre plusieurs fuseaux plus ou moins soudés entre eux et disposés suivant des angles quelconques. Ces fuseaux peuvent tirer leur origine soit de la présence de plusieurs noyaux antérieurement situés dans la cellule: la conjonction des fuseaux, avec leurs pôles différents, explique l'allure pluripolaire de ces figures, soit de la fragmentation du fuseau dans des mitoses polyploïdes. Les centrosomes ne sont pas toujours présents; par exemple sur deux pôles voisins appartenant à deux fuseaux différents un seul était pourvu de son centrosome; les chromosomes occupaient alors l'extrémité opposée du fuseau où ils formaient une sorte de demi-sphère. Dans l'ensemble

ces figures pluripolaires, au degré de polyploidie élevé, montrent des aspects très curieux; il n'est pas étonnant, avec leurs amas plus ou moins importants de chromosomes qu'elles aboutissent à des cellules uninucléées avec des noyaux géants multilobés, ou à des cellules plurinucléées aux noyaux de tailles diverses et de formes quelconques. Ces figures pluripolaires s'étendent parfois sur cinq et même six coupes (PL.XVII fig.7,10,11).

Un stade plus avancé de la déviation mitotique est présenté par des figures à nombreux chromosomes dispersés sans ordre dans l'aire fusoriale; le fuseau en tant qu'organite aux formes bien définies et à structure fibrillaire (après fixation) a disparu. Il n'y a pas dans ce cas de vraie métaphase (PL.XVII fig.13). Cette pseudo-métaphase est suivie d'une pseudo-anaphase et d'une pseudo-télophase pendant laquelle les chromosomes subissent in situ les transformations catachromasiques et reconstituent un noyau-fils. On aboutit ici aussi à un noyau tétraploïde qui peut à nouveau entrer en mitose et par le même processus donner des noyaux polyploïdes uniques ou des cellules polyploïdes plurinucléées.

Il faut noter que les cellules binucléées diploïdes et tétraploïdes sont susceptibles de se diviser et ce dans les mêmes conditions que les autres cellules, ce qui peut ajouter à l'aspect anormal des tissus.

Enfin certaines anomalies mitotiques, exprimées par des images en forme de boules avec chromosomes disposés d'une manière radiale autour d'un centre unique ne peuvent être interprétées avec certitude. On remarque seulement que la région centrale paraît correspondre au fuseau sur lequel les chromosomes s'inséreraient par leur centromère; les branches chromosomiques seraient libres et situées en dehors de la sphère fusoriale. Il existe des figures de ce genre diploïdes et tétraploïdes (PL.XVII fig.12 a et b). On peut rapprocher ces figures de celle décrite plus haut (figure pluripolaire avec deux fuseaux et un seul centrosome) et admettre qu'il s'agit d'un type particulier de mitose dans lequel les chromosomes seraient groupés autour du centrosome subsistant.

c) l'étude de cet épithélioma

a donc montré des aspects extrêmement divers - et tous n'ont pas été décrits - d'anomalies mitotiques. La cellule peut choisir plusieurs voies. Elle peut se multiplier suivant les processus classiques bien connus et c'est le cas du grand nombre. Le cancer est surtout formé de cellules qui se multiplient normalement, qui prolifèrent par les voies les plus simples qui sont aussi les plus rapides. D'autres sont détournées de cette voie normale à des degrés divers; il peut y avoir seulement inhibition du partage cellulaire et obtention de cellules binucléées; à un degré plus élevé inhibition plus ou moins complète du fuseau, ce qui aboutit à des cellules uninucléées ou plurinucléées polyploïdes. Ces cellules peuvent à leur tour entrer en mitose: celle-ci sera normale ou non, dans ce dernier

cas apparaissent des aspects pluripolaires fortement atypiques. Enfin dans un degré maximum d'altération le fuseau ne se différencie pas et la mitose se déroule au sein d'une aire fusoriale, sans déplacements de chromosomes. Toutefois, et dans tous les cas, la structure nucléaire se conserve semblable à la structure normale, au nombre de nucléoles et à la forme du noyau près.

Ces aspects si curieux ne sont pas sans faire penser à l'action de certains poisons mitoclasiques, en particulier à l'action de la colchicine.

Les stathmocinèses colchiciniques se déroulent elles-aussi sans fuseau différencié et présentent les mêmes images de pseudo-métaphases, de pseudo-anaphases, de pseudo-télophases; elles sont itératives, aboutissent à des noyaux polyploïdes et correspondent par conséquent au degré le plus élevé de déviation observé dans le cancer. Des images analogues aux mitoses irrégulières caractérisées par un fonctionnement imparfait du fuseau (mitoses pluripolaires ou à séparation dicentrique défectueuse) s'observent également dans des méristèmes qui, traités par la colchicine puis remis dans un milieu de culture normal, montrent des processus mitotiques en voie de rétablissement. Enfin les cellules binucléées sont obtenues, toujours dans les méristèmes, par action d'une substance mitoclasique à un moindre degré que la colchicine et qui est le paradichlorobenzène.

Les très grandes analogies ainsi révélées entre les troubles expérimentaux produits par les poisons mitoclasiques du type colchicine et les troubles pathologiques consécutifs à la cancérisation devaient être soulignés; tout se passe comme si le néoplasme était soumis à l'action d'un poison mitoclasique naturel, agissant de manière temporaire sur divers territoires de la tumeur. Au maximum de son action c'est la déviation colchicinique qui se manifeste; si son action devient moins puissante ou plus brève, elle se traduit alors par des images moins perturbées et qui présentent des caractères intermédiaires entre la mitose normale et la mitose colchicinique.

Il ne faut pas oublier que la cellule cancéreuse est une cellule mutée, au métabolisme dévié et dont la capacité de multiplication est redoutable. Cette cellule mutée peut tout d'abord se multiplier par voie normale et c'est par ces mitoses normales que le néoplasme s'accroît sans arrêt. Mais si, par hasard, la déviation de cette cellule atteint un certain seuil il se produit alors, et suivant le degré de cette déviation, des altérations de la mitose qui conduisent la cellule vers un état de repos définitif.

Les anomalies mitotiques sont une conséquence du processus général de cancérisation de cellules.

II.- CANCER DU SEIN.

Le second type de cancer humain étudié est le cancer du sein. La fixation des prélèvements suit immédiatement leur ablation, en même temps qu'est fixée, dans les mêmes conditions, dans les mêmes liquides, une partie saine.

Dans ce type de cancer, qui est aussi un épithélioma, les cellules adipeuses sont envahies progressivement par les cellules cancéreuses beaucoup plus petites, plus serrées et riches en cytoplasme. Les canaux galactophores tendent à se remplir de cellules qui se multiplient et finissent par obstruer leur lumière.

Comme dans le cancer du col de l'utérus les figures de mitose, dont le nombre varie avec le degré de virulence du cancer, sont de plusieurs types. On y retrouve des cinèses normales et anormales; les premières sont diploïdes ou polyploïdes; les secondes offrent les images les plus diverses avec fonctionnement défectueux du fuseau ou même disparition de celui-ci, absence d'un ou des centrosomes, répartition des chromosomes dans des positions absolument quelconques, etc. En définitive les aspects sont analogues à ceux observés dans le cancer précédent.

III.- CANCER DU BORD DROIT DE LA LEVRE INFÉRIEURE.

Un épithélioma du bord droit de la lèvre inférieure a également montré des aspects mitotiques très anormaux. Comme dans les cancers utérins et du sein les prophases sont normales, et l'on peut distinguer des filaments chromosomiques contournés en anses, flexueux et clivés longitudinalement. Des figures normales diploïdes (les plus nombreuses) et tétraploïdes sont visibles, à côté de formations atypiques: chromosomes étalés sur le fuseau ou dans l'aire fusoriale par ex. Certaines de ces figures atypiques pluripolaires, se partagent entre trois ou quatre coupes, montrant ainsi leur degré élevé de polyploïdie. Des aspects chromosomiques en demi-sphère opposée à un centrosome unique sont également visibles. En définitive cet épithélioma confirme les aspects déjà vus dans les autres cancers.

IV.- CANCER DE LA LANGUE ET DE LA BOUCHE.

Quelques cancers de la langue et de la bouche: ulcération cancéreuse du bord droit, tumeur de la face antérieure du plancher et de la face inférieure de la langue, une autre tumeur du bord gauche ont été fixés et étudiés. Les mitoses étaient particulièrement nombreuses dans les seconde et troisième tumeurs, qui montraient, à côté de noyaux normaux, des noyaux-évidemment plus rares - extrêmement gros et de contour irrégulier, multilobés et incisés. Les atypies très fréquentes sont identiques à celles déjà vues et les confirment. On peut dire que toutes sortes de déviations peuvent s'observer dans ces cellules cancéreuses, avec des degrés de polyploïdie divers.

A noter que des figures anormales ont été observées même dans la couche de Malpighi; la perturbation atteint la cellule à sa naissance; bien entendu ce n'est pas le cas de toutes les cellules génératrices, mais de certaines d'entre elles seulement.

V. - CANCER DE L'INTESTIN

Nous signalerons brièvement un cancer de l'intestin en voie de prolifération intense et fixé malheureusement plusieurs heures après l'opération. Laissant de côté les figures de mitoses normales et anormales, de même allure d'ailleurs que celles étudiées précédemment, nous avons été frappé par la taille vraiment gigantesque de quelques noyaux. Certains d'entre eux montrent un contour régulier (PL XVIII fig. 3) tandis que d'autres prennent les formes les plus bizarres (PL XVIII fig. 2). Comparés au noyaux normaux (PL XVIII fig. 1) on ne peut que s'étonner du gigantisme de ces noyaux pathologiques. Au point de vue de leur structure, tout en faisant quelques réserves, la plupart d'entre eux paraissent bien conservés. Le suc nucléaire incolore renferme de nombreux nucléoles de grande taille, et de forme variable : les uns sont arrondis; les autres allongés, avec même des faces planes. La chromatine est disposée sous forme de filaments fins, porteurs de granulations chromatiques, lâchement enchevêtrés ou formant des plages isolées vaguement réticulées, si bien que le noyau apparaît presque vide. Autour des nucléoles se disposent des tractus ou des granulations chromatiques.

Ces noyaux curieux méritaient d'être signalés.

VI - CANCER DU PENIS

Dans ce cancer, fixé après opération, nous avons retrouvé les diverses figures atypiques déjà décrites dans le cancer de l'utérus: figures polyploïdes et noyaux de formes bizarres à côté de figures normales. Nous avons pu, en particulier, observer un noyau, en forme de calotte, plaqué sur une masse sphérique homogène incolore qui paraît bien correspondre au fuseau (PL XVIII fig. 4). Ces aspects font penser aux figures chromosomiques particulières qui, vues de profil, montrent des chromosomes groupés en hémisphère à une extrémité du fuseau, lui-même atypique, tandis qu'à l'opposé se situe le centrosome unique. Ce noyau en calotte était lui-même lobé; plus bas sur le fuseau un noyau plus petit était visible correspondant probablement à quelques chromosomes restés là au cours de l'anaphase modifiée.

VII. - AUTRES CANCERS

Nous avons enfin étudié un carcinome et deux sarcomes prélevés par le Service d'Histologie pathologique de la Fondation Curie, dirigé par le Docteur Grigouroff qui a bien voulu nous faire profiter de son matériel, ce dont nous le remercions vivement.

Voici les diagnostics histologiques de ces cancers:

- N° I.154 : tumeur du maxillaire inférieur , ostéofibrosarcome.
 N°I4.276 : tumeur de la peau de la région pré-auriculaire (en avant du lobule de l'oreille); naevocarcinome.
 N°I6.436 : tumeur de l'amygdale ; lymphosarcome.

Nous avons dans les deux premiers retrouvé, à côté de nombreuses figures normales, les figures atypiques déjà indiquées avec les mêmes caractères (fuseau défectueux, cellules binucléées, gros noyaux, etc), mais semble-t-il à un degré moindre que dans les épithéliomas étudiés ci-dessus. Dans le cas du sarcome lymphoïde nous n'avons pu trouver une seule figure atypique: les noyaux, plus petits que les noyaux des épithéliomas et plus structurés, sont tous de même taille et les nombreuses divisions observées sont toutes normales. Dans ce cas la cellule se multiplie activement et d'une façon continue sans montrer de déviations par rapport aux processus normaux.

VIII.- EN DEFINITIVE

C'est la cellule normale qui se multipliant sans arrêt est l'élément essentiel, redoutable, du cancer. Les cellules atypiques sont simplement l'image de cellules particulières, à la mitose perturbée, et qui en quelque sorte, s'orientent vers une "voie de garage"; ces cellules cessent alors de se multiplier et ne sont pas, du moins en apparence, dangereuses.

En général les cellules sont riches en cytoplasme et les noyaux possèdent de gros nucléoles mais qui sont en rapport avec le volume du noyau.

B. - CANCER ANIMAL

L'étude du cancer humain a été suivie de celle des cancers animaux, obtenus couramment au laboratoire par des agents physiques ou chimiques.

I.- CANCERS DE SOURIS

Nous avons d'abord étudié divers cancers de Souris (I) obtenus par badigeonnage de la région de la nuque par un agent cancérigène. Voici d'ailleurs, pour ces Souris, les produits utilisés

a) huile anthracénique

b) folliculine

(I) Nous prions Monsieur Rudali d'accepter nos remerciements pour le concours qu'il nous a si aimablement prêté dans cette partie de notre travail.

c) méthylcholanthrène ou dibenzanthracène seuls ou mélangés avec d'autres substances (dibenzofluorène, chrysène, extraits de rate et de thymus, etc)

Les tumeurs malignes obtenues s'accroissent normalement sous l'action répétée plus ou moins longtemps de ces agents. Elles seront fixées soit immédiatement après biopsie, soit en cours d'autopsie dans les fixateurs habituellement utilisés : Helly, Nawashin, Benda.

L'observation de l'ensemble des tumeurs donne l'impression d'une grande densité cellulaire, due probablement aux dimensions plus faibles des cellules, comparées à celles du cancer humain. Ces néoformations s'accroissent surtout par voie normale; en effet, beaucoup de nos échantillons renferment un pourcentage élevé de mitoses régulières, montrant tout particulièrement l'agencement en anneau brisé des chromosomes métaphasiques, ainsi que leur séparation dicentrique régulière, la formation des noyaux-fils et la séparation des deux cellules-soeurs. Mais si certains cancers, à évolution lente, ne montrent que des figures de mitose régulières, d'autres renferment cependant des figures atypiques absolument semblables à celles décrites dans le cancer du col utérin par ex.

D'autres néoplasmes obtenus sur des Souris par injection ou gavage d'une solution de méthylcholanthrène dans l'huile d'olive (I) montrent des noyaux de taille nettement plus élevée que celle des noyaux normaux. La présence de ces gros noyaux trahit l'existence préalable d'une figure atypique qui aboutit, comme dans le cancer de l'utérus précédemment étudié, à des noyaux télophasiques hypertrophiés; à ces noyaux correspondent en effet certaines figures télophasiques observées.

En définitive on retrouve dans les cancers de Souris des anomalies mitotiques semblables à celles des cancers humains, mais il semble qu'elles y soient moindres, et moins accentuées. Par contre les mitoses régulières sont abondantes et disposées un peu partout dans la masse cancéreuse, sans orientation particulière. Ce sont elles, encore une fois, les cellules redoutables qui construisent sans arrêt la masse néoplasique envahissante et destructrice

II. - CANCERS DE LAPINS

Pour terminer ces observations sur le cancer animal, nous avons étudié quelques préparations de tumeurs cancéreuses de Lapin. Nous devons les préparations à Monsieur le Professeur Lacasagne, qui a bien voulu nous céder quelques pièces de sa collection. Nous le prions d'accepter nos sincères remerciements. Il s'agit de trois tumeurs qui sont toutes des épithéliomas cutanés obtenus par

(I) Nous devons ces néoplasmes à Monsieur Buser que nous remercions bien sincèrement et au diplôme d'études supérieures duquel nous renvoyons pour tout ce qui concerne la partie expérimentale.

badigeonnage de la peau au goudron (cancers N° I026 I028, 722).

Dans ces séries nous avons retrouvé les figures atypiques déjà observées et décrites dans le cancer de l'utérus, dans des proportions variables avec les échantillons. De belles figures anormales pluripolaires ou de séparation dicentrique défectueuse sur un fuseau encore strié, des étalements de chromosomes dans l'aire fusoriale homogène, etc, sont nettement visibles. Les figures de mitose normales sont nombreuses et qu'elles soient à $2n$ ou à $4n$ se déroulent normalement sur un fuseau typique. Les chromosomes en forme de batonnets ou d'U, plus épais et plus longs semble-t-il que les chromosomes humains, forment un anneau brisé, lors de la métaphase. La cellule se partage alors en deux suivant les processus habituels. Le noyau normal répond, comme d'ailleurs ceux d'homme ou de Souris - il s'agit bien entendu de l'épithélium ou des tissus qui en dérivent - au type semi-réticulé.

En définitive ces préparations montrent des aspects semblables à ceux observés dans les épithéliomas humains ou de Souris.

VUE D'ENSEMBLE SUR CES CANCERS

De l'ensemble des observations faites on peut déduire que les cancers présentent entre eux, qu'il s'agisse de cancers humains ou animaux, de cancers spontanés ou de cancers provoqués - et dans ce cas quels que soient les agents employés - au point de vue cytologique et mitotique, de grandes ressemblances (pour un même type de cancer bien entendu, les épithéliomas par ex.).

La cellule cancéreuse vraie est la cellule d'apparence normale mais qui se multiplie sans arrêt, qui prolifère sans obstacles, par les voies les plus rapides qui sont celles de la mitose banale. Ces cellules qui ont acquis cette potentialité nouvelle communiquent leur pouvoir aux deux cellules-filles. Le "pouvoir cancéreux" se transmet ainsi de cellule à cellule sans arrêt, sans coupure. Le cancer est donc une maladie cellulaire. Ce rajeunissement permanent, cette possibilité nouvelle de multiplication qui se transmet par voie d'héritage fait immédiatement penser à l'action d'une substance chimique, excito-mitotique, et secrétée par la cellule : La mutation cancéreuse peut porter sur la "substance mitotique" cellulaire qui, présente seulement pendant un certain temps dans la cellule normale, est produite d'une manière continue dans la cellule cancéreuse. La mutation est d'ordre métabolique et porte plus particulièrement sur le pouvoir de synthèse de la cellule en "substance de multiplication".

La cellule anormale ne se trouve pas dans tous les cancers, mais dans la plupart et tout particulièrement dans les épithéliomas. Elle est, en quelque sorte, une exacerbation, une déviation du processus mitotique, normal mais accéléré, qui est celui

de la cellule cancéreuse. Suivant le degré atteint par cette déviation on observe des figures de mitose de plus en plus anormales, et l'on peut dire que tous les cas de déviation mitotique s'observent dans le cancer. La cellule polyploïde peut faire retour au mode classique de division si, pour une raison ou pour une autre, elle est soustraite à l'influence pathologique. Par ailleurs plus le cancer semble virulent plus le nombre de figures anormales augmente; au contraire, comme nous l'avons vu dans nos cancers à évolution lente, ceux-ci ne renferment presque toujours que des cellules normales et peu ou même pas du tout de figures atypiques; il ne faut cependant pas pour cela établir un rapport trop étroit entre les deux manifestations.

En conclusion nous redirons que la cellule cancéreuse est la cellule d'apparence normale qui se divise par mitose et que la cellule anormale n'est pas, du moins le semble-t-il, la plus dangereuse.

COMPARAISON ENTRE LES TUMEURS A PHYTOMONAS TUMEFACIENS ET LES TUMEURS ----- CANCEREUSES -----

Le rapprochement entre cancer animal et tumeurs végétales engendrées par le *Phytomonas tumefaciens* se fit très rapidement après la découverte de la bactérie qui permit une étude plus complète du crown-gall. Pour ne citer que les principaux auteurs, Smith et ses collaborateurs, Jensen tout d'abord, plus tard Magrou défendirent la thèse de l'homologie entre ces formations, opinion qui fut vivement attaquée, en particulier par Levine, sans omettre les cancérologistes eux-mêmes. Comme ces derniers nous n'avons pas, non plus, admis d'identité entre le cancer et ces tumeurs; plus récemment Ch. Noel et Buvat s'accordent pour mettre en doute l'homologie entre ces néoformations végétales et les cancers animaux, tandis que Levine (1947) maintient son opinion antérieure : "This overgrowth is not a malignant disease in the same category with induced or spontaneous neoplasia of animal or man".

Les auteurs partisans de l'homologie entre ces tumeurs se basent sur leur morphologie externe et interne, sur la présence dans les deux cas de figures de mitose atypiques, sur la prolifération sans limite des cellules qui les constituent, sur l'apparition de métastases dues à des infiltrations cellulaires, et enfin sur la cachexie qui atteindrait les plantes tout aussi bien que les animaux. Nous allons envisager tous ces points dans l'étude comparée que nous allons faire maintenant de ces tumeurs.

La comparaison des deux types de tumeurs fait, tout d'abord, ressortir qu'elles peuvent présenter des aspects analogues; ce sont des masses de surface et de forme irrégulière, croissant dans des directions quelconques, d'où l'aspect en "chou-fleur" commun

par ex. aux tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* et à certains épithéliomas.

La structure de la tumeur est, dans les deux cas, anarchique : les cellules ne montrent aucune organisation particulière et le stroma (vaisseaux dans les cellules végétales, vaisseaux nutritifs et charpente de soutien dans le cancer) se situe dans la masse tumorale en voie de croissance sans que sa position soit nettement définie.

A l'origine des deux types de tumeurs se place un petit nombre de cellules qui se transforment, acquièrent ce pouvoir propre seulement aux cellules embryonnaires d'être en mitose permanente. Remarquons dès maintenant que le temps de latence est court et réduit de quelques jours à une semaine au maximum dans les tumeurs végétales, long et pouvant atteindre plusieurs années chez les animaux. La multiplication de ce petit nombre de cellules initiales (qui peut théoriquement se réduire à une cellule) engendre une masse de cellules qui formeront la tumeur. Ces cellules qui se divisent par mitose sont les cellules tumorales par excellence; elles se multiplient rapidement et constituent, aussi bien dans la tumeur à *Phytomonas tumefaciens* que dans le cancer la presque totalité de la tumeur. A côté de ces cellules qui se multiplient par voie normale s'observent, dans les deux cas, des cellules plus ou moins hypertrophiées renfermant des figures de mitose atypiques. Elles ont, dans les deux types de tumeurs, beaucoup de points communs quant à leur aspect et au mécanisme qui les engendre; l'on sait qu'elles rappellent à des degrés divers les déviations colchicinaïques. Mais il faut dire dès maintenant que les déviations cancéreuses sont plus profondes, plus accentuées, plus totales en quelque sorte que les déviations observées dans les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* (par ex. on ne rencontre pas dans ces dernières de mitoses pluripolaires). Mais ce qui différencie surtout les deux sortes de déviations c'est qu'elles siègent dans des cellules de valeur différente par rapport aux cellules tumorales elles-mêmes. Dans le cancer animal les cellules aux mitoses atypiques (I) sont des cellules filles d'une des cellules initiales mutées; elles se placent directement dans sa descendance. Ces cellules sont des cellules tumorales mais détournées à un moment donné de leur cours normal; amenées sur une voie latérale elles subissent les diverses déviations décrites antérieurement et cessent bientôt de se diviser, sauf dans le cas où l'altération subie n'est pas trop profonde. Il n'en est pas de même des cellules atypiques du crown-gall; ces cellules proviennent de cellules banales du parenchyme cortical ou médullaire, voisines des cellules tumorales proprement dites, et qui ne subissent pas les mêmes modifications; ces cellules touchées dès la naissance de la tumeur sont relativement peu nombreuses et il ne paraît pas s'en former ultérieurement; leur nombre est donc limité. Ce n'est pas le cas du cancer où des cellules atypiques se forment pendant toute la durée de la tumeur, au fur et à mesure que celle-ci se développe et qu'augmente le nombre de cellules tumorales.

(I) Contrairement à ce qu'a écrit Genève ces cellules, qui sont les grandes cellules du cancer, ne représentent pas "des éléments du tissu normal que disjoint la poussée prolifératrice du néoplasme" mais des cellules tumorales devenues atypiques.

Au point de vue de la durée de la tumeur le cancer prolifère jusqu'à la mort de l'hôte, sauf ablation précoce et totale. La tumeur à *Phytomonas tumefaciens* cesse de croître, au bout d'un temps plus ou moins long qui peut demander plusieurs mois; alors elle se dessèche et se nécrose. Cette cessation de croissance se produit même sur un hôte en bon état végétatif; elle n'est donc pas due à une diminution des matériaux nutritifs fournis par l'hôte, ce qui serait le cas de la part d'une plante déficiente. Pour Levine même (1947) le crown-gall passe par une période de croissance, puis par une période de maturation et enfin par une période de vieillesse à la suite de laquelle se produirait la mort. De toutes façons l'arrêt du développement de la tumeur est indépendant de l'hôte et est dû, en définitive, aux cellules elles-mêmes. La croissance du crown-gall n'est indéfinie qu'en théorie. Notons que l'ablation d'une tumeur à *Phytomonas tumefaciens* en plein développement n'empêche pas la récurrence car l'excision ne peut être ici complète; il reste toujours quelques cellules tumorales capables de redonner une nouvelle tumeur.

Les cellules animales s'infiltrant dans les tissus et se déplacent; elles créent, au lieu nouvellement infecté, une nouvelle tumeur rappelant par sa structure la tumeur primaire. Ce sont des métastases. Le cancer est alors à sa phase de généralisation. C'est la cellule qui se propage. Les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* ne montrent pas d'infiltrations cellulaires ni de déplacements cellulaires; les métastases observées ont été attribuées à deux causes principales: tout d'abord au déplacement des bactéries soit dans les vaisseaux soit dans les sucs végétaux exprimés hors de la cellule par la blessure; ensuite à la séparation, au début de la formation de la tumeur, par un certain nombre de cellules non touchées qui continuent à s'accroître et à se développer normalement, d'îlots tumoraux en voie de prolifération, dans ce dernier cas, pensons-nous, la métastase peut être dépourvue de bactéries. Les métastases sont d'ailleurs peu nombreuses et peu éloignées du lieu d'infection primaire. Dans nos expériences nous n'avons jamais pu obtenir de métastases en dehors des inoculations faites dans des régions de croissance active, tout particulièrement le bourgeon terminal. Dans ces régions le déplacement propre à la bactérie, conjugué à la multiplication des cellules, qui exagère l'écartement entre les fractions du foyer bactérien primitif ou les îlots tumoraux formés, rend plus facile l'apparition de métastases. De toutes façons ce n'est pas la cellule qui se déplace; mais c'est la bactérie ou le fractionnement de la masse tumorale initiale en îlots tumoraux qui crée les métastases. Les métastases des tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* ne sont pas exactement superposables aux métastases cancéreuses.

La cellule cancéreuse se multiplie sans arrêt; elle prolifère en détruisant les tissus environnants, provoquant des ulcérations; en même temps son actif développement retentit sur l'organisme et l'individu porteur d'un cancer, qui tend de plus en plus à se généraliser, subit des phénomènes d'amaigrissement, en un mot devient cachectique et finit par mourir. Le végétal portant des tumeurs

à *Phytomonas tumefaciens* est loin de subir pareil dommage : la tumeur se développe et peut atteindre de grandes dimensions cependant qu'il continue à vivre. Dans nos expériences les plantes, placées dans de bonnes conditions de culture, se sont normalement développées, ont porté feuilles et fleurs; les pieds de *Pelargonium zonale*, en particulier, malgré leurs tumeurs bien développées ont fleuri tout aussi normalement que les pieds témoins. Aucun cas de cachexie n'a pu être constaté, quoique divers auteurs en aient signalé l'existence. Peut-être ces cas étaient-ils inhérents à une trop faible nutrition de la plante ou à son mauvais état végétatif. L'effet produit sur l'hôte est donc nettement différent dans les deux types de tumeurs.

La greffe paraît possible pour les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* mais elle est en réalité difficile à obtenir, beaucoup plus que pour le cancer. Citons à ce sujet le travail de Levine (1928); cet auteur transporte dans des Ricins des fragments d'une tumeur de *Phytomonas tumefaciens* de Ricin; il obtient, dans la plupart des cas, de petits crown-galls. Des fragments analogues transportés dans des plants de Tabac produisent aussi des tumeurs et les néoplasmes obtenus sont en général du type de l'hôte; par ex. le crown-gall de Tabac, induit par un inoculum de crown-gall de Ricin, donne des bourgeons foliaires avec des feuilles caractéristiques de Tabac. L'auteur conclut que les crown-galls résultent non d'une croissance du fragment transporté, mais suivent l'introduction du *Phytomonas tumefaciens* avec l'inoculum. Ce dernier peut cependant dans quelque cas s'accroître. On peut penser que le fait de découper un fragment de tumeur et de provoquer un traumatisme pour l'introduire dans l'hôte peut entraîner la libération de la substance mutagenique qui diffuserait alors dans l'hôte, induisant localement les cellules à se multiplier.

On sait enfin qu'on peut, à partir d'une culture pure de tissu cancéreux, ré-obtenir par inoculation une tumeur cancéreuse. Dans des expériences récentes Wite et Braun ont pu cultiver des tissus de crown-gall en partant de métastases libres de bactéries; après un certain temps les auteurs inoculent des fragments de cette culture de tissu et obtiennent le développement d'un certain nombre de tumeurs. Le pouvoir d'engendrer des tumeurs semble donc avoir été conservé par ces tissus; la présence de la bactérie à ce stade n'est donc plus nécessaire. La cellule garde par devers elle la propriété de proliférer et en fait une de ses caractéristiques. Elle est donc comme la cellule cancéreuse, une cellule nouvelle, indépendante des autres cellules de l'organisme qui la porte. Toutefois la transformation de la cellule végétale en cellule du crown-gall ne peut être la même que celle de la cellule animale en cellule cancéreuse car sa prolifération ne peut être indéfinie. Les résultats acquis par divers auteurs tout récemment (C. Noel, Buvat) concordent avec les nôtres; au bout d'un certain temps variable, la tumeur ralentit sa croissance, puis se dessèche et enfin se nécrose. La cellule tumorale du crown-gall est comme la cellule cancéreuse une cellule ayant retrouvé le pouvoir de se multiplier mais seulement d'une manière limitée. La pseudo-mutation de la cellule végétale serait une sorte de

surexcitation mitotique temporaire; envisagé sous un autre angle la cellule est "malade", et cette maladie correspond à la surexcitation mitotique temporaire. De toutes façons la cellule du crown-gall et la cellule cancéreuse n'ont pas la même physiologie. Nous avons parlé antérieurement des rapports que l'on pouvait établir entre le phénomène d'accoutumance découvert par Gautheret et la transformation de la cellule végétale en cellule du crown-gall. Ce processus éloigne ces cellules tumorales des cellules cancéreuses pour lesquelles on admet une mutation définitive, avec pouvoir excito-mitotique permanent.

En conclusion il y a entre les deux formations bien des analogies qui se retrouvent dans l'apparence externe des tumeurs et leur structure interne, dans leur mode de construction à partir de cellules qui se multiplient sans arrêt ou du moins très longtemps, dans la transformation qui frappe ces cellules initiales, dans les figures atypiques analogues qu'elles renferment et dans la conservation de cette propriété de prolifération en culture pure de tissu, etc; mais ces analogies ne sont pas parfaites, le parallélisme n'est pas absolu. La cellule du crown-gall paraît bien être une cellule modifiée comme la cellule cancéreuse et qui, comme elle, a retrouvé le pouvoir de se multiplier mais pas d'une façon illimitée; elle apparaît, de ce fait, bien moins dangereuse, et la maladie qu'elle engendre moins grave pour la plante que ne l'est le cancer pour l'animal. Dans la plupart des cas la plante supporte la maladie sans trouble et guérit. L'existence de figures atypiques de mitose dans les deux types de tumeurs n'est qu'une convergence de formes qui n'a rien de caractéristique et qui se retrouve dans des cas normaux (I). Par ailleurs l'origine de ces cellules atypiques est, comme nous l'avons montré, nettement différente dans les deux cas.

Des ressemblances générales très suggestives sont incontestables entre ces deux processus, celui du cancer et celui des tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*; il s'agit dans les deux cas de tumeurs néoplasiques très proches. Mais peut-être le second processus ne peut-il être aussi agressif que le premier du fait même de la structure de la plante, de l'absence d'un milieu intérieur continu dans celle-ci, du compartimentage des cellules végétales. Il n'en reste pas moins que, observées telles qu'elles sont, ces deux formes de tumeurs, quoique très voisines, ne peuvent être placées sur le même plan. Les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* forment une première catégorie de tumeurs néoplasiques qui se placent, eu égard au degré de gravité de la maladie qu'elles engendrent, avant les néoplasies cancéreuses de l'Homme et des Animaux néoplasies qui montrent le maximum de malignité.

(I) Des figures atypiques s'observent en effet, dans les cellules folliculeuses de l'ovule de Pin, ainsi que Mangenot l'a montré; nous en avons retrouvé dans les cellules nourricières qui constituent le tapis des étamines

CHAPITRE IX

LES AGENTS CHIMIQUES CANCERIGÈNES

=====

ET LES VÉGÉTAUX

=====

Parmi les substances chimiques connues comme possédant le pouvoir de provoquer la prolifération cellulaire se placent les substances cancérigènes. Celles-ci permettent, dans les laboratoires, d'obtenir facilement et à coup sûr des tumeurs cancéreuses. Ces résultats positifs acquis dans la série animale, il semblait naturel de pousser l'expérimentation dans le règne végétal, et d'obtenir par la même voie des néo-formations. Des essais furent donc tentés par divers auteurs, d'abord avec le goudron, puis avec les carbures cancérigènes chimiquement définis. Ces travaux seront décrits dans une première partie et les recherches entreprises dans une seconde partie.

HISTORIQUE

C'est KOMURO-H qui le premier, en 1930-1931, étudie sur les Végétaux l'action de suspensions de goudron de houille. Il fait agir ce milieu, pendant des temps variés (7 m, 30 m, 5 jours) sur des racines de *Vicia Faba* et *Pisum sativum* et décrit ensuite des modifications portant sur le noyau qui se vacuolise ou se fragmente, sur les chromosomes, sur l'apparition de cellules géantes et de cellules hyper-ou hypochromatiques. Il décrit même un ensemble cellulaire, rencontré au-dessus de l'apex méristématique, qu'il désigne sous le nom de "phytoteertumor", et qui, pour lui, est consécutif à des divisions amitotiques intéressantes, semble-t-il, le problème; enfin des nodules se produiraient aux dépens de l'assise pilifère. Les photographies que KOMURO-H joint à son texte ne sont malheureusement pas des plus explicites ni des plus convaincantes. Dans le travail suivant publié en 1932 par ORTIZ PICON, l'auteur soumet à l'action du goudron des extrémités radiculaires d'*Allium sativum* (1 à 15 minutes), puis les replace dans l'eau pendant environ 24 heures. Ses observations montrent des cellules en plasmolyse, des changements chromosomiques et en dernier lieu, il s'ensuit la désintégration du noyau dans le cytoplasme. L'auteur observe bien des cellules méristématiques bi ou trinuéclées, mais pas de cellules géantes ni de proliférations atypiques analogues à celles signalées par KOMURO-H.

L'année suivante, KOSTOFF et KENDALL expérimentent tou-

te une série de produits chimiques (parmi lesquels l'eau de goudron) et les injectent, à l'aide d'une aiguille hypodermique, dans la cavité médullaire de la tige de Ricin. Ils notent l'apparition, en particulier avec l'eau de goudron, de larges proliférations alors que les piqûres d'aiguilles témoins n'engendrent que de faibles excroissances. Au point de vue cytologique, ils décrivent diverses anomalies (cellules multinucléées, polyploïdes, divisions irrégulières, micronoyaux). En 1934, MOTTRAM soumet des racines de Haricot à l'action d'une solution de goudron préalablement dissous dans l'éther et additionné d'eau. Il s'intéresse surtout aux stades anaphasiques et les figures qui accompagnent son texte montrent quelques anomalies; des ponts chromosomiques principalement, (chromosomes retardataires). Des essais faits avec les radiations gamma du Ra, la chaleur, le violet de gentiane, aboutissent à des résultats du même ordre. La même année LEVINE publie un "rapport préliminaire sur des plantes traitées par les agents cancérigènes des Animaux". Pour la première fois, il va utiliser dans l'expérimentation un carbure cancérigène chimiquement défini, en l'occurrence, le dibenzanthracène, à côté du goudron et du rouge Ecarlate. Il badigeonne dans les régions à croissance active, ou injecte dans la cavité médullaire de divers végétaux (Ricin, Datura), des solutions de goudron dans l'éther ou de dibenzanthracène dans l'huile d'olive. Les badigeonnages étant le plus souvent précédés d'un léger grattage avec une aiguille. Les résultats sont les suivants: le goudron peut entraîner la nécrose du bourgeon terminal ou encore une enflure et un épaississement des tissus situés autour de la blessure faite avec l'aiguille, mais les témoins donnent également de légers callus. Le dibenzanthracène, aux concentrations de 10 %, 2%, 1%, 0.5 %, 0,1%, appliqué par badigeonnage, a entraîné, aux concentrations les plus fortes, la nécrose et la chute des bourgeons, des feuilles, des pétioles, etc.... tandis que les concentrations les plus faibles qui donnent aussi des nécroses, provoquent autour de ces dernières, le développement d'un "tissu vert pâle". En définitive, il se forme des enflures plus développées que chez les plantes contrôles. De même, l'injection de diverses substances (goudron, ammoniac) entraîne des proliférations "extensives" de la moelle de Ricin. Les réactions sont nettement moins marquées que dans le crown-gall et ne rappellent en rien les néoplasies malignes des Animaux. Ce travail a été suivi d'un second mémoire du même auteur, paru en 1936, dans lequel il expose des recherches analogues, poursuivies avec du goudron, du dibenzanthracène et diverses autres substances chimiques. Il dissout le goudron dans l'éther (0,5 à 4%) le dibenzanthracène dans l'huile d'olive et obtient avec le Ricin et l'*Helianthus* des proliférations. Mais, dit-il, "les réactions histologiques sont faibles, le tissu réactionnel reste localisé au pourtour de la blessure, il y a peu de désordres dans les tissus obtenus, les cellules ainsi que les divisions nucléaires sont normales, il n'y a pas de polyploïdie; toutefois il existe des cellules binucléées ". Aucun des produits indiqués ne donne donc de tumeurs comparables à celle du *Phytophthora tumefaciens*, encore moins aux néoplasmes animaux. La même année, LEVINE, en collaboration

avec BERGMANN, publie un travail sur les effets du goudron, du dibenzanthracène et d'autres substances chimiques sur les racines du bulbe d'*Allium Cepa*. Le dibenzanthracène est dissous dans du benzène et la solution largement étendue d'eau, ce qui provoque parfois la recristallisation du carbure cancérigène; le goudron est mélangé directement à l'eau ou par l'intermédiaire de l'éther. Les auteurs ne réussissent pas plus cette fois dans l'obtention de proliférations tumorales que lors des essais précédents. L'étude cytologique révèle un cytoplasme contracté, des noyaux coagulés, des figures mitotiques obscures et, à la limite, une désintégration des noyaux. Les effets sont plus ou moins marqués suivant la durée du traitement.

En 1937, POURBAIX, étudie l'action d'un nouveau carbure cancérigène, le styryl 430, sur la levure mais se place surtout à un point de vue physiologique (métabolisme du glucose). La même année GOLDSTEIN faisant agir sur des cultures de Bactéries du I 2 5.6. dibenzanthracène ou du méthylcholanthrène constate une augmentation de 50 % dans le nombre d'individus de la colonie; il conclut en affirmant le pouvoir stimulant des carbures et propose l'emploi de bactéries comme test de leur activité cancérigène. Pour DODGE et DODGE, le méthylcholanthrène affecte profondément la morphologie et la croissance des Levures et provoque l'apparition de cellules géantes. Enfin BERTHELOT et AMOUREUX badigeonnant l'axe hypocotylé et la tige de Soleil par une solution de benzanthrène ou de benzopyrène dans l'huile de vaseline, obtiennent de légères efflorescences blanchâtres, constituées d'amas irréguliers de cellules arrondies, brillantes, turgescentes et admettent une "hyperplasie des cellules épidermiques".

En 1938, COOK, HART, JOLY étudiant les effets du I.2.5.6. dibenzanthracène sur la croissance et la respiration de la levure, admettent que l'addition de cristaux du carbure cancérigène au milieu nutritif, augmente la prolifération d'environ 50 %, ce qui paraît confirmer les vues de DODGE et DODGE et même celles de GOLDSTEIN. La même année RIKER ET NAGY expérimentent sur des plantes décapitées certaines substances mélangées à de la lanoline, et tout particulièrement du méthylcholanthrène et du I.2.5.6. dibenzanthracène. Il ne semble pas qu'ils aient obtenus de bons résultats, car ils s'abstiennent de tout détail.

L'année suivante, LEVINE reprend ces études sur *Kalanchoe* avec du méthylcholanthrène et du benzopyrène. Il applique les carbures sous forme d'une pâte lanolinée, après avoir décapité la tige, mais aucun d'entre eux "ne provoque d'excroissance". Par contre, avec le rouge Ecarlate, il obtient des tumeurs ayant même aspect que le crown-gall. En 1939 également OWEN, WEISS, PRINCE s'adressent à des transplants de racines de *Pisum sativum* et les placent pendant une semaine, à l'étuve, dans un milieu aqueux saturé de carbures cancérigènes. Ils recherchent l'élongation moyenne des racines traitées et la comparent avec celle des témoins. Elle est de 9,25 mm pour ces derniers, 10,70 mm dans les cultures conte-

tenant du benzopyrène, 9,75 mm avec le méthylcholanthrène et 9,60 mm avec le dibenzanthracène. Les auteurs concluent que les carbures cancérigènes possèdent un pouvoir stimulant. Les différences obtenues par les auteurs ne nous paraissent pas des plus convaincantes et sont de l'ordre des erreurs d'expériences. Le travail suivant, paru aussi en 1939, nous est fourni par KISSER. Il expérimente avec divers produits de distillation de la houille et du benzopyrène, après incorporation dans de la lanoline. L'auteur obtient chez *Solanum Lycopersicum* et *Nicotiana suaveolens* l'apparition de verucosités et parfois de racines adventives.

En 1940, CARMINATI, inoculant des solutions aqueuses de benzopyrène à des Ricins, admet une action excito-prolifératrice sur la croissance normale. Les mesures effectuées (longueur de la tige, épaisseur, longueur des racines) lui donnent des chiffres plus élevés que chez les témoins.

Le travail de KISSER et LINDENBERG, paru en 1940-41, porte sur l'action des fractions de distillation de la houille, du benzopyrène et d'autres substances; les applications se font par l'intermédiaire d'une pâte lanolinée. Ce sont surtout les résultats morphologiques et anatomiques qui intéressent les auteurs. Les coupes montrent des épaississements du xylème, du phloème, de l'écorce et du liège, avec, parfois, formation de nodules vasculaires. Ils arrivent à la conclusion que ces substances sont excitantes, non spécifiques et se contentent de déclencher ou d'accélérer des processus évolutifs déjà existants.

En 1942, POURBAIX et DECLERCK obtiennent une mutation d'une race de levure sous l'influence du styryl 430, tandis que BAUCH (I) provoque l'apparition chez ces champignons, de cellules géantes qui persistent après plusieurs passages. La même année, BUVAT faisant agir, sur le tissu libérien de carotte cultivé in vitro, du méthylcholanthrène et du benzopyrène dissous dans de l'huile de ricin, obtient des proliférations plus intenses que chez les témoins.

En 1943, PATTON et NEBEL observent sous l'influence du dibenzanthracène dans les méristèmes de *Zea mays*, une augmentation du volume des noyaux prophasiques mais pas d'anomalies. Enfin THOMAS et DREW faisant agir séparément ou simultanément et à des concentrations diverses le dibenzanthracène et le chlorure d'éthylmercure concluent que le premier facilite l'action polyploïdisante du second.

MEISSEL en 1944 fait agir des substances cancérigènes (benzopyrène, méthylcholanthrène, ortho-aminoazotoluol) sur des cultures de diverses Levures (*Saccharomyces*, *Nadsonia*, etc) et

(I) nous avons appris par la suite que LEVINE, la même année, avait, dans un article sur le pouvoir organo-formateur de diverses substances dont les substances cancérigènes, résumé, mais d'une manière différente de la nôtre, les principaux travaux antérieurs faits sur les Végétaux.

même sur des bactéries non dénommées, en les plaçant dans les milieux de cultures. L'auteur constate, par la lumière ultraviolette, qu'il y a accumulation de substances cancérigènes dans les cellules, et que celles-ci la transmettent aux cellules-filles au moment de la division; il apparaît dans des cultures des formes géantes et des formes plus petites; avec le méthylcholanthrène les chondriosomes s'hypertrophient.

Citons enfin BERNFELD (1950) qui faisant agir des substances diverses sur la tige de Pelargonium zonale obtient avec le méthylcholanthrène une cicatrisation des parenchymes avec hyperplasie cambiale.

Les travaux que nous venons de décrire sont donc très variés dans leurs résultats. A la suite de nos recherches sur le crown-gall et le cancer nous nous sommes intéressés à cette question et nous avons procédé à des expériences que nous décrirons maintenant.

EXPOSE DES RECHERCHES ENTREPRISES

La plupart des expériences effectuées ont été réalisées avec les carbures cancérigènes les plus communément employés aujourd'hui, et qui sont aussi les plus actifs: le méthylcholanthrène, le benzopyrène et le dibenzanthracène. Leur action sur les animaux de laboratoire, souris, rats ou lapins est un fait devenu banal. Ces substances, qui sont lipophiles ne donnent avec l'eau que des pseudo-solutions; elles ne peuvent donc être présentées à la plante que sous forme :

- 1° - de cristaux solides introduits dans le corps du végétal.
- 2° - de pseudo-solutions aqueuses.
- 3° - de vraies solutions en employant alors des solvants tels que l'huile de Ricin, l'huile de vaseline, la trioléine.
- 4° - de pommades grasses, à base de lanoline par ex.

Présentées sous formes de solutions huileuses vraies ou de pommades grasses se posait alors la question du rôle que pouvait jouer le solvant; d'où la nécessité d'étudier celui-ci indépendamment de la substance cancérigène. On verra qu'en ce qui concerne l'action des substances huileuses, utilisées seules, des résultats intéressants furent obtenus.

En dehors de ces carbures cancérigènes chimiquement définis, ont été expérimentés le goudron de houille, cancérigène lui-aussi, et une huile particulière de consistance fluide, dite huile anthracénique, qui s'est révélée cancéreuse pour les

animaux de laboratoire.

Ces expériences seront décrites d'après le plan suivant:

- 1° - expériences faites avec des cristaux solides.
- 2° - expériences faites avec des solutions huileuses cancérigènes.
- 3° - expériences faites avec des pommades cancérigènes.
- 4° - expériences faites avec le goudron de houille cancérigène.
- 5° - expériences faites avec des pseudo-solutions.
- 6° - expériences faites avec l'huile anthracénique

I° PARTIE

EXPERIENCES FAITES AVEC DES CRISTAUX SOLIDES

Cette expérience est menée sur le Pelargonium zonale L'Hérit. La tige de cette plante, qui s'est révélée un objet de choix pour l'obtention de tumeurs à Phytomonas tumefaciens, est limitée par un épiderme banal renfermant un parenchyme cortical et un parenchyme médullaire, celui-ci plus important que l'autre; entre les deux se place un anneau net et continu d'éléments conducteurs séparés par leur zone génératrice; en résumé une structure simple. Les Pelargonium zonale sont cultivés le plus souvent en serre et ne présentent aucun caractère maladif.

a) Protocole.

L'expérience a été conduite de la manière suivante: grâce à un trocart de verre de fin diamètre on enlève un tout petit cylindre de tissu de la tige, au voisinage du bourgeon terminal. Dans le conduit ainsi creusé, atteignant la moelle et dirigé obliquement vers le bas, on introduit, avec une aiguille pleine et fine, soit du benzopyrène, soit du méthylcholanthrène cristallisés. Les cristaux obturent le canal et forment une sorte de " boue " avec le liquide provenant de l'ouverture des cellules. Les pieds de Pelargonium zonale sont ensuite abandonnés à la température du laboratoire ou de la serre.

b) Résultats.

Dans les jours qui suivent apparaît, aussi bien

chez les plantes traitées que chez les témoins du liège cicatriciel sous forme d'un bourrelet qui s'élève tout autour de la pique et tend à la refermer. Une quinzaine de jours après, celle-ci est dans tous les cas, *Pelargonium* traités ou témoins, plus ou moins oblitérée par un tissu cicatriciel brunâtre tandis que s'observent dans le tissu environnant des fissures; par la suite on ne remarque aucun changement.

En définitive aucun résultat; aucune tuméfaction ne s'est produite. Les cristaux de benzopyrène ou de méthylcholantrène restent sans action directe sur un organe qui comprend cependant un cambium continu.

2° PARTIE

EXPERIENCES FAITES AVEC DES SOLUTIONS HUILEUSES CANCERIGENES

Comme il a été dit plus haut les carbures cancérigènes, s'ils ne sont pas hydrosolubles, se dissolvent dans les lipides. C'est ainsi qu'on peut faire des pommades grasses à base de lanoline ou de vraies solutions dans des huiles diverses. Les deux méthodes ont été utilisées, en même temps que le goudron de houille,

Toutefois la nature du solvant n'est pas, d'après Oberlin, Sannié et Guérin, sans influencer le matériel traité, en particulier les milieux huileux sur lesquels les jeunes plantules devaient poursuivre leur croissance. Il convenait donc, avant toute expérience ultérieure, de connaître le rôle possible que pouvaient jouer les substances dissolvantes : huile de Ricin, huile de vaseline, trioléine, prises isolément.

On a donc expérimenté d'abord avec les solvants eux-mêmes.

1° ACTION DES SUBSTANCES HUILEUSES EMPLOYEES SEULES

a) Protocole.

L'expérience a été réalisée avec des germinations de Pois (*Pisum sativum* L.). Les graines germent à l'obscurité dans l'étuve à 20-25° pendant quelques jours, puis les jeunes plantules sont portées dans les milieux huileux et abandonnées à la température du laboratoire.

Il paraissait évident qu'une pareille plantule plongée complètement dans le milieu huileux, dépourvu de sels nutritifs, ne pouvait vivre longtemps, une fois les réserves cotylédonnaires épuisées. Il fallait fournir à la plantule en voie de développement

l'eau et les aliments nécessaires, aussi le dispositif suivant a-t-il été imaginé, afin de répondre à ces exigences.

Dés tubes à essais droits, d'un modèle ordinaire ont été remplis sur deux centimètres environ de hauteur de liquide de Knop dilué à moitié. Au-dessus a été versée la couche d'huile de Ricin, ou d'huile de vaseline ou de trioleine, en quantité proportionnée à la longueur de la racine. Cette huile se superpose à l'eau en raison de sa densité. La plantule est supportée par un entonnoir de verre, de diamètre légèrement inférieur à celui du tube à essai, ce qui permet son déplacement à l'intérieur de celui-ci. La racine passe par le col de l'entonnoir tandis que la partie évasée retient les cotylédons au-dessus desquels s'élèvera par la suite la tige. L'entonnoir portant ainsi la plantule, est à son tour posé sur l'extrémité inférieure, terminée en anneau, d'une tige métallique, tandis que l'extrémité supérieure se recourbe en crochet qui se fixe au sommet du tube à essai. Grâce à ce dispositif il sera facile de remonter, toutes les fois qu'il sera nécessaire, l'entonnoir et de le maintenir dans sa nouvelle position en modifiant le crochet supérieur; de plus les cotylédons sont ainsi préservés de tout contact avec l'huile (PL.XV. fig.20).

Les plantules sont disposées de telle sorte que la coiffe et la région méristématique plongent seules dans le liquide de Knop tandis que le reste de la racine traverse entièrement la couche huileuse. La plantule est donc pourvue de tout ce qui est nécessaire à sa croissance. Au fur et à mesure de l'allongement (s'il y a lieu) les plantules sont relevées, grâce à la tige métallique qui porte l'entonnoir, et une couche d'huile surajoutée; ainsi du début à la fin de l'expérience, seule la partie terminale de la racine reste en contact du liquide de Knop.

b) Résultats.

On décrira d'abord les résultats obtenus sur la morphologie et la croissance de la plantule, puis les effets sur la caryocinèse, enfin l'action sur le chondriome et le cytoplasme

I Morphologie et croissance

Au point de vue de la croissance les plantules cultivées sur huile de Ricin, après un départ normal, se développent moins bien que les plantules normales. La longueur moyenne d'allongement, de 12 mm pendant les premiers jours, baisse à 4 mm vers le cinquième jour et n'atteint plus qu'un mm vers le dixième ou douzième jour. Toute élongation cesse généralement aux environs du 15^e jour; la plante s'est alors accrue de 75 mm environ. L'aspect de la racine est tout différent d'une racine normale; quoique assez longue elle reste grêle et les radicelles, courtes et effilées, moins nombreuses que dans les racines témoins, accentuent cette gracilité: d'où un aspect xéromorphique qui rappelle les racines des plantes qui vont chercher profondément l'eau nécessaire à leur vie.

En même temps la gemmule se développe et donne une tige presque aussi haute que la tige normale et d'aspect analogue. Cependant peu de temps après l'arrêt de la croissance racinaire la plante se fane et meurt.

Les plantules cultivées sur huile de vaseline et sur trioléine arrêtent rapidement leur croissance racinaire qui cesse vers le 2^e ou 3^e jour de culture; l'allongement atteint au maximum 10 mm. La racine, qui ne porte pas de radicelles, présente un aspect huileux et devient translucide. La gemmule grandit très peu et ne développe pas de feuilles. Par la suite la plante entière, complètement arrêtée dans sa croissance, prend un aspect gras que ne présentent pas les plantules cultivées sur huile de Ricin.

En résumé l'action de l'huile de Ricin sur la morphologie et la croissance diffère entièrement de l'action de la trioléine et de l'huile de vaseline, analogues entre elles. Alors que l'huile de Ricin permet une croissance quasi-normale de la plantule entière, au moins pendant un certain temps, l'huile de vaseline et la trioléine bloquent très rapidement l'élongation racinaire puis celle de la tige. L'aspect des racines traitées permet déjà de comprendre le pourquoi de ces comportements différents. En effet, les racines plongées dans l'huile de Ricin ont un aspect rappelant celui des racines normales, blanc nacré, ce qui permet de penser que la substance huileuse ne pénètre pas et qu'ainsi les fonctions physiologiques se déroulent normalement. Au contraire, l'aspect gras, que présentent les plantules cultivées sur trioléine et sur huile de vaseline, démontre la pénétration de ces substances dans le corps du Végétal, d'abord par la racine puis, par diffusion, vers la tige; la pénétration empêche le déroulement normal des fonctions vitales.

Par contre quel que soit le milieu employé il n'a jamais été aperçu de tuméfaction quelconque dans les racines; au contraire c'est une tendance à la gracilité que montrent les racines cultivées sur huile de Ricin.

2. Action sur la caryocinèse

Au point de vue caryocinétique l'on peut séparer tout aussi nettement l'huile de Ricin du groupe formé par la trioléine et l'huile de vaseline.

On décrira d'abord le noyau normal. La structure du noyau normal quiescent de *Pisum sativum* L. montre qu'il appartient au type réticulé; sur le réseau de chromatine se marquent quelques chromocentres et le ou les nucléoles, qui montrent, comme le noyau lui-même, un contour régulier. La mitose, bien connue, ne sera pas décrite, (voir une métaphase normale PL XVIII fig.5).

La structure du noyau quiescent normal se retrouve identique dans les racines de Pois traitées par l'huile de Ricin.

La mitose est tout aussi normale et l'on peut suivre le déroulement de la division nucléaire et cellulaire à travers tous les stades classiques. Par ailleurs aucune modification n'est apportée aux chromosomes qui restent inchangés dans leur forme.

Toutefois s'il n'est apporté aucun changement morphologique ou fonctionnel aux chromosomes et aux mitoses, il n'est pas moins vrai que le rythme de ces dernières diminue. Nombreuses au début du traitement, comme dans tous les méristèmes, elles vont en diminuant jusqu'au 14-15^e jour et finissent par disparaître. Le seul effet visible de l'huile de Ricin est le ralentissement progressif des mitoses puis leur arrêt.

En revanche dans les plantes traitées à la trioléine ou à l'huile de vaseline on observe des modifications de la mitose qui sont intéressantes.

Les noyaux quiescents, de l'apex radiculaire, qui dans les débuts de traitement sont semblables aux noyaux témoins, paraissent ultérieurement légèrement déchromatinisés, puis évoluent vers la pycnose; dès le 6^e jour du traitement l'ensemble des noyaux présente l'aspect classique des noyaux pycnotiques fixés au Helly et colorés au Feulgen : rouge intense, surface lisse et brillante. Le cytoplasme est alors nettement plasmolysé.

Mais c'est surtout au cours de la caryocinèse que des modifications importantes vont se produire. On étudiera successivement les quatre stades classiques.

Il ne semble pas que des modifications importantes soient apportées à la prophase. Tout au début du traitement on peut en reconnaître les diverses étapes, le clivage des filaments chromosomiques, la formation définitive des chromatides; plus tard, cependant, ne se voient, à l'intérieur des noyaux prophasiques, que des filaments clivés, contournés en anses, lisses, plus ou moins épais. Ces aspects qui correspondent à des stades prophasiques avancés montrent du fait de leur seule présence dans le méristème, l'incapacité de nouveaux noyaux à entrer en prophase. Le nucléole disparaît, la membrane nucléaire également, et le noyau entre en métaphase. C'est à partir de ce stade et dans les suivants que l'action de la trioléine et de l'huile de vaseline se manifeste très intensément.

Pendant la métaphase le fuseau est généralement présent et à première vue ne paraît présenter aucune modification. Cependant les chromosomes scindés en chromatides y sont rarement alignés en une plaque équatoriale régulière mais sont, au contraire, plus ou moins dispersés sur le tonnelet fusorial (PL. XVIII fig. 6, 7, 8). Parfois les chromosomes restent placés au voisinage de la plaque équatoriale, les uns en dessus, d'autres au même niveau, enfin quelques-uns en dessous; dans d'autres cas ils s'étagent le long du fuseau, plus nombreux d'un côté de la plaque équatoriale que de l'autre ou au contraire, sans ordre quelconque. Ils se pré-

sentent aussi sous forme d'une plage laissant pressentir que le fuseau s'est élargi et a perdu partiellement sa forme habituelle; on peut même apercevoir quelques chromosomes en dehors de la zone fusoriale; il existe ainsi des figures métaphasiques curieuses.

Les chromatides métaphasiques, associées par paires se serrent l'une contre l'autre, à tel point que le clivage, d'abord visible sous forme d'une fine ligne de séparation incolore, se réduit à quelques points ou traits clairs espacés, transparents dans la masse, ou devient même indistinct. En outre ces chromatides sont nettement épaissies et raccourcies; touterois elles présentent une constriction qui présume de l'emplacement du centromère. Les satellites disparaissent par agrégation aux chromosomes-fils auxquels ils appartiennent. Enfin ces paires de chromatides, lorsqu'elles sont placées côte à côte sur le fuseau, semblent montrer une tendance à s'agglutiner; des liens même semblent-il peuvent les réunir (PL XVIII fig 6, 7, 8, 10). Ces paires de chromatides s'opposent nettement à celles, grêles et longues, du noyau normal de *Pisum sativum*.

Le fuseau est-il fonctionnel ? Il semble bien, en considérant la suite du déroulement de la mitose que non, ou du moins que son fonctionnement est defectueux. En effet, on n'observe jamais de véritables anaphases. Les figures qui s'en rapprochent le plus montrent les chromosomes groupés en deux masses au voisinage des pôles du fuseau, mais réunies par des chromosomes formant pont (PL XVIII fig. 17). La séparation n'est donc pas nette et reste incomplète. Dans les autres cas, les paires de chromatides s'écartent plus ou moins (PL XVIII fig. 10) ou même restent sur place. On n'observe jamais non plus la formation d'un phragmoplaste, et par voie de conséquence celle d'une membrane de séparation. Dans la cellule qui va ainsi rester unique, les chromatides vont s'alvéoliser sur place : les phénomènes catachromasiques ont lieu in situ. On peut donc dire que l'anaphase est réduite au maximum et même supprimée. De la disposition des chromatides associées en paires sur l'aire fusoriale dépendra la forme du noyau de restitution. Il se reconstituera ainsi un noyau en forme d'haltère ou de forme curieuse comme celui de la figure 9 (PL XVIII) ou un noyau presque régulier; la cellule pourra être plurinucléée avec deux noyaux seulement dans lesquels le nombre de chromosomes ne sera pas forcément le même; la figure 15 (PL XVIII) montre une cellule binucléée avec en plus un chromosome totalement isolé, qui à lui seul formera un troisième noyau; on pourra observer des cellules à trois, quatre noyaux et même davantage (PL XVIII fig. 11, 13, 16) chacun d'eux ayant une forme absolument quelconque et renfermant, suivant ses dimensions, un nombre de chromosomes variable. La cellule, dans tous les cas, est tétraploïde. Enfin, on remarque que pendant les phénomènes de catachromase persiste la forme du chromosome; son contour est longtemps reconnaissable alors que la membrane nucléaire déjà apparue entoure plus ou moins ces caryomérîtes, en voie de transformation. L'allure de ces chromosomes et

la formation consécutive de ces caryomérises (PL. XVIII fig 13) donnent à cette mitose une allure assez originale encore que le maintien du fuseau avec l'impossibilité du cloisonnement rappellent les troubles du type paradichlorobenzénique. Mais la cellule devenue tétraploïde reste à ce stade et ne se divise plus. Elle va, avec la plante, mourir.

L'action sur la mitose, de l'huile de Ricin d'une part, de la trioléine et de l'huile de vaseline d'autre part, sont nettement différentes: mitose normales et arrêt progressif de ces dernières dans le premier cas, anomalies nucléaires et mitotiques et arrêt brusque dans le second cas; les mitoses en cours s'achèvent mais d'une manière irrégulière tandis que les noyaux, quiescents, par suite de la pénétration de la substance huileuse, ne peuvent se diviser et deviennent pycnotiques.

3. Action sur le chondriome et le cytoplasme

Il reste à voir quelle influence les substances lipidiques ont exercé sur le chondriome et le cytoplasme

Le chondriome normal de *Pisum sativum* est, dans les cellules méristématiques, essentiellement constitué par des filaments; ceux-ci encore assez longs, sont flexueux, parfois contournés et forment alors des anses plus ou moins fermées; ils sont nombreux dans les cellules tant du plérome que du périlème. Il n'a été vu que de rares mitochondries. En revanche dans les régions supérieures de la racine on rencontre moins de filaments et davantage de grains; ceux-ci étant souvent disposés en chapelets. On peut distinguer des plastes (à amidon) ronds ou ovales, pourvus ou non d'un appendice de nature mitochondriale.

Dans les racines traitées à l'huile de Ricin le chondriome ne paraît pas au moins dans la période de début, montrer de profondes modifications. On retrouve des chondriocontes nombreux, des mitochondries plus rares et quelques plastes. Le nombre de plastes augmente en s'élevant dans la racine et leur forme est identique aux plastes normaux. Par la suite (quatrième jour et suivants) la densité du chondriome reste inchangée mais il semble que les chondriocontes soient légèrement plus courts que dans la plantule normale. Le cytoplasme reste sans changement.

Le chondriome change totalement d'aspect avec les plantules traitées par la trioléine. Il peut garder une allure à peu près normale tout au début, mais rares sont les éléments nettement allongés; ce sont des batonnets courts et droits qui prédominent; des plastes peuvent se différencier, à contour nettement coloré, à centre plus clair constitué par de l'amidon. Par la suite le cytoplasme altéré, d'aspect parfois granuleux, creusé de vacuoles renfermant des précipités de formes diverses, se plasmolyse plus ou moins complètement. Il n'est plus possible d'y observer un chondriome normal. Par contre ont apparu des figures curieuses, diverses dans leur forme et plus ou moins colorées: ce sont des traits noirs

qui traversent la cellule traits de longueur variable, droits ou incurvés, des circonférences de diamètres divers, placées côte à côte ou concentriques les unes aux autres (PL XVIII fig. I4) Ces figures placées en bordure des cavités vacuolaires rappellent par leur aspect les figures ergastoplasmiques. Dans ce cytoplasme très abîmé apparaissent donc des figures qui, tout en étant des artéfacts, traduisent bien le trouble profond apporté à la cellule

On retrouvera des aspects analogues dans les cellules des racines cultivées sur huile de vaseline. Très rapidement ici aussi, le cytoplasme s'altère, devient plus ou moins granuleux, spongieux. Les chondriosomes deviennent invisibles; les plastes sont encore là mais eux-aussi finissent par disparaître; quelquefois cependant, tout au début, on peut retrouver un chondriome à peu près normal. Dans ce cytoplasme s'observent de très belles figures ergastoplasmiques (PL XVIII fig. I2 et I8). Ce sont des entrelacs de lignes courbes, des circonférences concentriques entre elles, des filaments méandriiformes, des filaments recourbés en crochet assez longs ou courts, et d'une manière générale, nettement marqués dans le cytoplasme. Les formes sont très changeantes suivant les cellules. Comme dans le cas précédent le chondriome est modifié profondément et s'altère en même temps que le cytoplasme où apparaissent aussi des figures ergastoplasmiques. Celles-ci sont plus marquées d'ailleurs dans les cultures sur huile de vaseline que sur trioléine et s'observent dans les cellules de la zone d'allongement, tandis que les cellules de la zone de multiplication n'en montrent pas, mais présentent un protoplasme entièrement altéré.

Enfin dans les cellules, après coloration au noir Soudan, se révèlent des granulations lipidiques peu nombreuses et peu importantes, quelles que soient les cultures envisagées.

4. Pénétration des huiles

D'après leurs effets sur la croissance de la plante, sur la mitose, le cytoplasme, le chondriome et l'apparition des formations ergastoplasmiques, les huiles expérimentées peuvent se classer en deux groupes:

a. - l'un comprenant l'huile de Ricin seule.

b. - l'autre comprenant la trioléine et l'huile de vaseline.

Il était permis de penser que ces résultats opposés correspondaient à des différences de pénétration des substances dans les racines, comme le laisse supposer d'ailleurs l'aspect de ces dernières. Des racines traitées de la même façon ont été alors débitées en coupes transversales et colorées par la teinture d'orcanette d'une part, le bleu d'indophénol naissant d'après la technique de Zweibaum et Mangenot d'autre part; les mêmes colorations sont appliquées à des témoins, c'est-à-dire des racines normales,

Les coupes de racines traitées à l'huile de Ricin

ressemblent aux coupes témoins en ce que, comme elles, quel que soit le colorant employé, les méats ne présentent aucune coloration. Par contre les racines cultivées sur trioléine ou sur huile de vaseline montrent une pénétration très nette de ces substances dans les méats corticaux, formant autant de taches triangulaires ou quadrangulaires rouges ou bleues. Le bleu d'indophénol naissant donne des teintes légèrement différentes pour la trioléine et l'huile de vaseline: bleu franc pour la première, bleu violet pour la seconde.

Des colorations analogues faites sur des coupes transversales de jeunes tiges, donnèrent des résultats concordants avec l'aspect de la tige: aspect gras pour les plantules cultivées sur trioléine et huile de vaseline, aspect normal pour les cultures sur huile de Ricin; dans les deux premiers cas la coloration des méats montre la pénétration de ces substances; dans le dernier cas aucune coloration: l'huile de Ricin n'est donc pas montée dans la tige à partir de la racine.

En conclusion la trioléine et l'huile de vaseline pénètrent dans la racine, s'insinuent dans les méats et gagnent les parties aériennes de la plante; au contraire l'huile de Ricin ne pénètre pas dans la racine. Ces différences de comportement se retrouvent dans l'envahissement de la zone méristématique. La trioléine et l'huile de vaseline diffusent jusqu'à la pointe de la racine et arrêtent le fonctionnement des initiales; il s'ensuit que toute élongation cesse. Comme il n'en est pas de même avec l'huile de Ricin la croissance se poursuit sur ce milieu. Toutefois la pénétration des aliments par la seule zone méristématique reste insuffisante pour assurer une croissance et une durée de vie analogue à celle d'une plantule normale; la plantule, à la longue, meurt.

La pénétration ou la non-pénétration de ces substances huileuses à l'intérieur des racines semble être en relation avec la tension superficielle et la viscosité de chacune d'entre elles. La viscosité - et partant la tension superficielle - de l'huile de Ricin est bien supérieure à celle de l'huile de vaseline ou de la trioléine. La densité de la première est égale à 0,95/0,97: d'après Guillot Jean il n'existe pas d'autre huile végétale usuelle ayant une densité aussi élevée; celle de l'huile de vaseline oscille entre 0,872 et 0,880. La viscosité de l'huile de Ricin, à 20°, est, mesurée en poises, de 9,6 tandis que celle de l'huile de vaseline est de 2 à 5 et celle de l'eau 0,01004; enfin la fluidité de l'huile de Ricin n'atteint que 14/18 alors que celle de l'huile de vaseline arrive à 216: elle est donc très fluide. Il y a donc un rapport très net entre la pénétration de ces huiles et leurs propriétés physiques.

Les troubles apportés à la croissance sont donc en relation avec la pénétration ou la non-pénétration des substances huileuses dans la racine. Toutefois il semble que leur action sur la prolifération cellulaire, c'est-à-dire en dernière analyse sur la mitose, n'est qu'indirecte.

L'eau cellulaire paraît jouer ici un rôle important.

Du fait que l'huile de Ricin ne pénètre pas dans la plantule, rien ne s'oppose à l'entrée de l'eau par la région méristématique et la plantule continue à se développer; le contenu cellulaire reste équilibré; l'eau est en quantité normale, ou à peu près. aucune modification ne se produit: la mitose reste banale. A l'opposé la pénétration de l'huile de vaseline et de la trioléine dans les méats cellulaires, puis leur diffusion progressive dans la plantule entière (zone méristématique et tige) isole les cellules et empêche toute montée de l'eau à partir du liquide de Knop. Néanmoins au début, avant l'envahissement total, les parties supérieures des plantules, vivantes encore, ont besoin d'eau. Privées de l'apport normal elles font appel aux ressources aqueuses des autres cellules et par voie de conséquence entraînent la deshydratation de la cellule et du protoplasme. On observe d'ailleurs de nombreuses figures de plasmolyse dans les cellules. Il s'ensuit une augmentation de la viscosité cytoplasmique. L'augmentation de la viscosité cytoplasmique entraîne, en même temps que la contraction et l'épaississement des chromosomes, des troubles fonctionnels du fuseau. Les perturbations apportées au bon fonctionnement de ce dernier provoquent l'apparition des diverses anomalies mitotiques observées.

Cette explication peut se fonder sur des expériences de Kostoff, qui, il y a plusieurs années (1930) avait observé en se plaçant dans des conditions expérimentales, des phénomènes analogues: en modifiant expérimentalement la viscosité cytoplasmique il obtenait des troubles mitotiques et en particulier la reconstitution de plusieurs noyaux dans une même cellule. Milovidov (1938), Giles (1939), Gavaudan (1941-43) admettent aussi que la deshydratation des cellules joue un rôle dans les phénomènes de mitoinhibition; en particulier, Giles décrit des faits analogues à ceux rapportés ici, dans les grains de pollen de *Tradescantia* privés d'eau en obturant la tige florifère par de la paraffine. L'auteur les attribue également à une deshydratation de la cellule et à une augmentation de la viscosité cytoplasmique. Enfin H. Poussel (1945) faisant agir des solutions hypertoniques de saccharose sur des racines de *Triticum vulgare* obtient des figures atypiques qu'elle attribue à la deshydratation des cellules et, de ce fait confirme nos travaux.

En résumé il semble bien que l'on doive attribuer à la deshydratation progressive du cytoplasme l'apparition de telles figures atypiques de mitose.

En conclusion l'expérience montre des faits intéressants en eux-mêmes, mais élimine ipso-facto l'emploi de ces substances comme substances dissolvantes des carbures cancérigènes, car elles ont déjà une action mitoclasique.

2° ACTION DES SOLUTIONS HUILEUSES CANCERIGENES SUR DE JEUNES PLANTULES

Les expériences précédentes ont montré qu'on ne pouvait utiliser les solutions huileuses des carbures cancérigènes pour étudier l'action de ces corps sur les Végétaux; en effet, d'une part la seule huile dont les troubles ne se font sentir qu'à lointaine échéance ne pénètre pas dans la plante et d'autre part celles qui pénètrent modifient profondément le mode de vie du Végétal.

Néanmoins on pouvait essayer de voir ce que rendrait l'huile la moins toxique - huile de Ricin - contenant en dissolution deux des carbures cancérigènes les plus actifs : le méthylcholanthrène et le benzopyrène, peut-être leur contact provoquerait-il ne serait-ce qu'un début de tuméfaction.

a) Essais avec l'huile de Ricin

De nombreuses expériences, dont la durée s'étage entre quelques semaines et plusieurs mois, furent entreprises avec des modalités différentes afin d'obtenir le maximum de résultats; malheureusement ceux-ci ne correspondirent pas aux efforts déployés.

I.- Séries ayant comme objet d'expérience Pisum sativum L.

1° expérience :

Des plantules de *Pisum sativum* L. sont cultivées dans un milieu d'huile de Ricin contenant du méthylcholanthrène à la concentration de 0,01%; l'extrémité méristématique des racines plonge dans la solution de Knop dilué à moitié suivant la disposition antérieurement décrite. Il a été constitué une série témoin sur huile non cancérigène.

La croissance de ces plantules s'est avérée semblable à celle des plantules témoins; comme chez ces dernières, il s'est formé de nombreuses radicelles qui ont poursuivi leur croissance alors même que leur méristème plongeait en permanence dans la solution huileuse. Aucune déformation ne s'est produite et en particulier aucune tuméfaction n'est apparue; par ailleurs la tige et les feuilles se sont développées semblables aux témoins.

Les résultats sont identiques si l'on remplace le méthylcholanthrène par du benzopyrène, même à une concentration dix fois plus forte (0,1%).

2° expérience :

Elle est une variante de la première : les plantules sont piquées dans la région radiculaire, à l'aide d'une fine aiguille de verre, ou bien transpercées de nombreux coups d'épingles afin de faciliter la pénétration de la solution.

Les résultats sont identiques en tous points à ceux obtenus

dans la première série d'expériences; aucune action tumorale ne s'est exercée sur la plantule et les piqûres n'ont pas été le lieu de production de néo-formations comme on pouvait l'espérer.

3° expérience

Les plantules de Pois se développent d'abord à l'é-tuve, puis sont portées sur le liquide de Knop dilué à moitié - dans lequel les racines trempent complètement -, puis l'on sectionne la jeune tige à 3 - 4 mm au-dessus des cotylédons. On voit au bout d'un certain temps dans les témoins des bourgeons axillaires placés à l'aisselle des cotylédons se développer corrélativement à l'absence du bourgeon terminal. Il apparaît ainsi deux tiges qui remplacent la tige décapitée; ces deux tiges peuvent être semblables ou de longueurs inégales; quelquefois une seule se développe. La surface de section se dessèche.

Le dépôt d'huile de Ricin naturelle sur la section fraîche de la tige, à l'aisselle des cotylédons ou sur les deux à la fois n'a rien changé dans le développement des bourgeons axillaires.

Des gouttes d'huile de Ricin cancérigène, renfermant du méthylcholanthrène dans la proportion de 0,01 % ont été placées de la même façon que ci-dessus. Malgré la présence du carbure cancérigène la croissance des bourgeons axillaires cotylédonnaires ne présente rien de particulier par rapport aux plantules témoins; il se développe à partir d'eux des tiges de hauteurs égales ou inégales. Quant à la surface de section traitée à l'huile de Ricin cancérigène elle ne montre d'abord aucune réaction visible puis se dessèche et se nécrose.

En définitive dans cette série comme dans les précédentes aucun résultat positif n'a été obtenu; on peut remarquer cependant la nécrose de la surface de section due, semble-t-il, au carbure cancérigène.

Les résultats sont analogues si l'on remplace le méthylcholanthrène par une solution de benzopyrène à 0,1 %. Aucune néo-formation n'est visible.

2.- Série ayant comme objet d'expérience Vicia Faba L.

Le sujet d'expérience est cette fois Vicia Faba L. On inocule, dans la racine de la plante suffisamment développée, grâce à une aiguille, une goutte de benzopyrène à 0,1 % dans l'huile de Ricin. Il se fait une dépression qui marque nettement sur la racine, à 10 - 12 mm au-dessous des cotylédons; puis la plantule est reportée sur Knop tout en maintenant la zone blessée au-dessus du liquide.

La plantule continue son développement normal, tant pour la racine qui montre de nombreuses racines que pour la tige qui déploie ses feuilles. La blessure, circonscrite par une zone noirâtre ellipsoïdale, légèrement gonflée, forme, à son niveau, du liège et la cicatrisation finit par obturer complètement l'ouverture. Au voisinage

peuvent apparaître des radicelles.

En définitive ici aussi les carbures cancérogènes employés ne se sont montrés aucunement efficaces.

b) Essais avec l'huile de vaseline et la trioléine

Malgré les troubles apportés au fonctionnement de la plante des expériences ont été entreprises avec les autres substances huileuses - trioléine et huile de vaseline - en modifiant cependant leur présentation. Elles seront décrites brièvement.

On pouvait penser qu'en laissant la racine de *Pisum sativum* L. pendant un temps très court (1 heure) dans le milieu cancérogène et en la reportant ensuite sur Knop la plantule absorberait une faible quantité d'huile cancérogène, que cette faible quantité serait peut-être tolérée par la cellule et dans ce cas qu'elle pourrait devenir agissante.

C'est ce qui a été fait avec la trioléine et l'huile de vaseline contenant du méthylcholanthrène et du benzopyrène aux concentrations habituellement utilisées. La région traitée devient hyaline, transparente tandis qu'elle cesse de s'accroître; seules des radicelles se développent au début du traitement dans la zone placée au-dessus. Si la durée du traitement se prolonge, la pénétration devient générale : il ne se forme plus de radicelles et celles présentes restent courtes et ont le même aspect que la racine principale. Ces huiles pénètrent même dans les tiges et toute croissance cesse; dans aucun cas on n'aperçoit de tuméfaction.

3° ACTION DES SOLUTIONS HUILEUSES CANCERIGENES SUR DES PLANTES ADULTES

Ces expériences ont porté sur deux plantes différentes : le Ricin et le Pelargonium.

a) Série ayant comme objet d'expérience *Ricinus communis* L. var. minor Mill. (Euphorbiacées). (I)

Nous décrirons d'abord les produits utilisés puis le protocole suivi, enfin les méthodes de fixation.

I. Matériel et méthodes

Les substances chimiques employées sont les suivantes:

(I) Les expériences menées sur les Ricins, décrites ici et celles qui le seront ultérieurement, ont porté sur 52 plantes sans compter les témoins. C'est grâce à l'amabilité de la maison Vilmorin et de son directeur scientifique M. SIMONET, qui nous ont procuré et le terrain et le matériel, que nous avons pu mener à bien ces travaux. Nous sommes heureux de pouvoir les remercier ici très sincèrement.

- huile d'olive pure
- huile de Ricin pure
- huile d'olive cancérigène : cette huile contient en dissolution du méthylcholanthrène à 0,3 %.
- huile de Ricin cancérigène : par dissolution du méthylcholanthrène aux concentrations de 0,1 % et 0,5 %.

Les plants de *Ricinus communis minor* ont été groupés en un certain nombre de lots :

1° lot : comprend 8 Ricins, qui seront injectés à l'aide d'une seringue hypodermique, dans un entre-noeud jeune, d'huile d'olive cancérigène. La quantité de solution utilisée pour chaque plante est voisine de 0,5 cm³.

2° lot : de 5 Ricins, injectés de la même manière, mais avec de l'huile de Ricin cancérigène dont la concentration en méthylcholanthrène est de 0,1 %.

3° lot : cette série est identique au 2° lot mais la concentration de méthylcholanthrène dans l'huile de Ricin est de 0,5 %.

4° lot : les 5 Ricins qui composent ce lot sont badigeonnés, avec un pinceau à poils fins, sur la tige et sur les feuilles, avec de l'huile de Ricin cancérigène à 0,1 %.

5° lot : ce lot est semblable au 4° mais la solution employée est de l'huile de Ricin contenant 0,5 % de méthylcholanthrène.

6° lot : ce dernier lot renferme tous les témoins :

- Ricins présentant une simple perforation,
- Ricins injectés d'huile d'olive pure et de l'huile de Ricin pure.

Les 4° et 5° lots subissent un nouveau traitement identique trois semaines après la mise en route.

L'expérience dura du mois de juillet au mois de novembre; les Ricins expérimentés alors qu'ils n'étaient que de toute petite taille, atteignaient la hauteur d'un homme à la fin de l'expérience.

Les pièces recueillies ont été toutes fixées au Helly puis colorées au Feulgen; certains échantillons sont conservés, après fixation identique, dans l'alcool à 70°.

2. Structure de la tige normale

Le fait intéressant pour des expériences de ce genre

réside dans la présence, tout le long des entre-noeuds de la tige, d'une cavité creusée dans le parenchyme médullaire, cavité limitée au niveau des noeuds par des planchers qui en interrompent la continuité. La moelle environnante est constituée par de grandes cellules à contours largement sinueux, laissant entre elles des méats et peu riches en cytoplasme. Le noyau, généralement de forme ovoïde, présente un, plus rarement deux nucléoles pourvus souvent d'inclusions; il existe aussi quelquefois de petits nucléoles. La chromatine est disposée sous forme de granulations (chromocentres) de dimensions diverses, reliées ou non entre elles par de fins tractus, certaines étant placées constamment au contact du nucléole.

Le parenchyme médullaire est entouré par les éléments conducteurs: nous retrouvons d'abord du xylème primaire enfoncé en coin entre les cellules médullaires et montrant des résorptions d'éléments premièrement formés; puis du xylème secondaire provenant du fonctionnement de la zone génératrice. Dans les éléments secondaires, le parenchyme vasculaire bien développé, enferme quelques grands vaisseaux. Enfin se situent après, le tissu criblé, l'écorce, une zone collenchymateuse et l'épiderme.

3 Action des solutions huileuses de méthylcholanthrène

a) Injections

Les observations faites dans le 1^o, 2^o et 3^o lot montrent que tous les Ricins ont répondu extérieurement d'une manière identique; les orifices des piqûres sont boursoufflés et entourés d'un bourrelet plus ou moins saillant; dans quelques cas des tiges se sont brisées, à la base de l'entre-noeud traité, par mortification des cellules, probablement due à l'accumulation de l'huile au niveau du plancher.

Après ouverture dans le sens longitudinal, l'entre-noeud traité montre des proliférations occupant la cavité médullaire. Celles-ci sont d'importance plus ou moins grande, de densité et d'aspect variables avec l'entre-noeud observé. Il n'y a pas de forme typique de prolifération pour une solution donnée et les aspects observés varient à l'intérieur d'un même lot dans d'assez grandes proportions. On peut observer, par exemple, soit des proliférations diffuses tout le long de la moelle, soit des bourgeonnements localisés accompagnés de masses de forme mal définie.

L'étude anatomique révèle l'apparition dans la zone de la piqûre, d'une assise génératrice irrégulière qui va engendrer, par divisions répétées, de nouvelles cellules. Celles-ci restent du côté interne, celluloseuses, mais peuvent, du côté externe, se différencier en vaisseaux et parenchyme ligneux. La densité des lignifications est extrêmement variable avec les coupes, et peut intéresser toutes les cellules néoformées (même atteindre les cellules médullaires) ou être presque inexistante. La zone génératrice s'étend de part et d'autre de la piqûre et il arrive même que des néoforma-

tions puissent entourer plus ou moins complètement la cavité médullaire; mais il faut alors reconnaître que du côté opposé à la piqure elles sont moins intenses et forment peu d'éléments lignifiés: quelques rares cellules par exemple. Ces proliférations continues, régulières, tendent à remplir la cavité médullaire et vont également, d'une manière générale, finir par obstruer le canal d'injection: des nodules intralacunaires peuvent s'observer dans les coupes. Leurs cellules subissent une différenciation complète à partir du cambium; elles augmentent progressivement de taille, s'arrondissent, des méats apparaissent; elles s'écartent ensuite en ménageant entre elles des lacunes, enfin tombent probablement dans la lumière médullaire. Les cellules de ces nodules sont un peu plus riches en cytoplasme que les cellules médullaires ordinaires.

Entre ces néoformations et le xylème normal s'étend une région d'épaisseur variable constituée de cellules médullaires qui se sont recloisonnées; ces divisions cellulaires internes n'empêchent cependant pas de reconnaître l'origine de la cellule-mère, la paroi de cette dernière étant souvent plus fortement colorée. Si l'on fait intervenir dans l'apparition de la zone génératrice une hormone de division consécutive au traumatisme on peut admettre que celle-ci a produit un effet maximum sur les cellules médullaires qui allaient devenir des cellules cambiales tandis que, sur les cellules voisines, par suite de leur grand éloignement et la concentration hormonale ayant varié, ses effets ont été réduits à des cloisonnements limités. Enfin viennent les cellules médullaires banales qui touchent au xylème primaire et secondaire normal.

La structure anatomique ainsi décrite est une structure ordinaire, qui ne rappelle en rien les structures anarchiques des tumeurs humaines et animales, pas davantage d'ailleurs les structures des tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*. Il s'agit ici d'une réaction classique à un traumatisme, mais amplifiée, en particulier pour la lignification.

L'observation cytologique montre que les cellules situées dans les diverses régions des coupes se montrent en tout point comparables aux cellules d'une tige normale. Les cellules médullaires sont de grande taille, possèdent une mince membrane cellulosique, et laissent entre elles des méats. Leurs contours sont arrondis ou largement sinueux; elles sont pauvres en cytoplasme et par conséquent peu colorées au vert lumière. Les cellules d'origine cambiale ou provenant d'un recloisonnement des cellules médullaires sont évidemment plus petites.

Les noyaux observés sont garnis de nombreux chromocentres de formes diverses et réunis entre eux par des tractus extrêmement légers. Ces chromocentres, dont certains sont toujours accolés étroitement au nucléole, rappellent ceux des noyaux témoins. Ils prennent une belle coloration rouge violacé au Feulgen-Schiff, ce qui paraît indiquer qu'ils n'ont subi aucune altération d'ordre chimique. Dans ces noyaux, qui possèdent en général un seul nucléole, rarement deux, on note aussi la présence de petits nucléoles. Les mensurations

des plus gros noyaux observés sont du même ordre que celles des noyaux témoins; quant aux cellules cambiales il est normal que leur noyau soit plus petit qu'un noyau différencié d'une cellule adulte.

Les dimensions et la structure des noyaux décrits ci-dessus sont donc semblables aux dimensions et structure des noyaux normaux; l'injection des solutions huileuses cancérigènes n'apporte aucune modification profonde, intime, dans la cellule, on constate seulement une hyperplasie cellulaire.

b. badigeonnages

Les deux lots suivants (4° et 5°) badigeonnés avec de l'huile de ricin cancérigène n'ont montré aucune réaction, aucune prolifération visible; il y eut toutefois des cas de nécrose localisée mais aucune verrucosité ou efflorescence du type de celles décrites par BERTHELOT A. et AMOUREUX ou par KISSER.

4. les témoins

L'étude des plantes-contrôles va nous permettre de nous rendre compte si les carbures cancérigènes sont bien les agents essentiels de ces proliférations. Les témoins injectés avec de l'huile pure - ce sont les plus intéressants - en particulier avec de l'huile de Ricin, montrent extérieurement le même soulèvement en bordure de la piqure que les tiges soumises à l'action des substances cancérigènes. La cavité médullaire est également occupée d'une manière diffuse ou localisée par des proliférations qui, cependant, paraissent moins intenses que celles observées dans les plants traités par injection d'huiles cancérigènes. Mais si l'on s'adresse maintenant à une tige ayant subi une simple perforation, sans adjonction aucune de solution, les réactions obtenues sont encore du même ordre: on retrouvera le soulèvement annulaire externe de l'orifice de la piqure et, à l'intérieur, des proliférations moins développées et localisées mais encore assez importantes.

L'ensemble des coupes montre la présence d'une zone génératrice engendrant des cellules qui vers l'extérieur se lignifient; au-delà de ces dernières, des cellules médullaires recloisonnées et enfin les éléments médullaires et vasculaires normaux. Les noyaux sont semblables aux noyaux normaux et aussi à ceux des plants traités par injection des solutions huileuses cancérigènes. En résumé ces faits montrent la grande analogie au point de vue réactionnel entre les témoins et les plantes traitées.

5. conclusion

Les expériences que nous venons de décrire nous amènent à la conclusion que toutes les fois qu'on lèse la tige de Ricin en pénétrant jusqu'à la moelle, celle-ci réagit en proliférant; qu'il s'agisse de simple perforation, de perforation suivie d'introduction de pommade cancérigène ou accompagnée d'injection d'huiles

normales ou cancérigènes, le résultat est identique, seule son intensité varie. Des néoformations se développent dans la cavité médullaire à partir d'une zone génératrice et tendent à l'obstruer.

Dans les deux cas : témoins et plants traités, on est en présence de types de prolifération analogues se présentant sous une forme diffuse ou localisée, ayant, en gros, une construction anatomique semblable, et dont l'étude cytologique ne montre pas de différences cellulaires ou nucléaires, ni de polyploidie, mais, au contraire, des structures cytologiques banales.

A ces proliférations, les carbures cancérigènes n'apportent pas une empreinte personnelle, un caractère particulier. Tout au plus peut-on dire, qu'elles sont, sous leur influence, plus développées - et encore pas d'une façon brutale - Les carbures cancérigènes, et nous sommes d'accord avec KISSER et LINDENBERG, exagèrent seulement les processus réactionnels normaux de la plante. Ajoutons que ces proliférations n'ont aucune malignité, que leur croissance s'avère limitée et qu'elles ne portent pas atteinte à la plante. Par ailleurs, nous n'avons, à l'opposé de CARMINATI, jamais enregistré d'action excito-prolifératrice de ces carbures sur la croissance : les témoins ont montré un développement égal à celui des plantes traitées.

En résumé, entre les résultats fournis par les témoins (tiges simplement perforées, tiges perforées et injectées d'huile pure) et les plantes traitées s'observent seulement des différences de degré, mais non des différences de nature.

b) Série ayant comme objet d'expérience le Pelargonium zonale L'Hérit.

Plusieurs expériences ont été faites sur le Pelargonium zonale.

1^o expérience :

On a utilisé dans cette première expérience du benzopyrène dissous dans la trioléine à la concentration de 0,5 %. La solution a permis de remplir des aiguilles creuses en verre, qui ont été fichées en permanence dans la tige et les rameaux, au voisinage de leur bourgeon terminal. Les aiguilles sont maintenues chargées en solution cancérigène pendant les trois mois qu'a duré l'expérience.

On constate très vite que la région entourant la pique devient noirâtre. Cette zone, qui s'étend rapidement d'une manière irrégulière, est plus marquée au-dessus et au-dessous de la pique dans l'axe de la tige que latéralement; à ce niveau les cellules sont mortes, les tissus deviennent mous et s'affaissent; il s'ensuit souvent que, les tissus étant flasques, le rameau retombe, de même qu'au voisinage des pétioles gagnés par la solution tombent

à leur tour et rabattent leur limbe contre la tige; les feuilles deviennent alors jaunâtres, se désèchent et meurent. Parfois la propagation est plus massive, plus générale et le rameau devient presque entièrement noirâtre; il arrive aussi que le canal de la pique s'entoure de liège et fasse saillie au-dessus de la zone nécrosée.

Aucune tuméfaction ne s'est produite près ou loin de la zone expérimentée; au contraire, le traitement suivi diminue la vitalité de la plante qui finit par mourir. La propagation de la trioléine suffit à provoquer ce résultat qui concorde avec ceux obtenus dans les cultures de *Pisum sativum* sur la même huile. Toutefois le carbure cancérigène paraît en accentuer l'effet nécrotique.

2° expérience

Cette expérience est réalisée dans les mêmes conditions que l'expérience précédente, seule la solution est différente: le benzopyrène est dissous dans l'huile de Ricin à la concentration de 0,5 %.

Il est facile de se rendre compte dès le début que la pénétration de l'huile est plus difficile: aucune trace de nécrose n'apparaît. Tout au plus, observe-t-on une dizaine de jours après, une auréole noirâtre à la limite même de la pique. Ce n'est qu'un mois plus tard que la nécrose est enfin apparue, très limitée en surface, et encore a-t-il fallu pour cela déplacer souvent l'aiguille dans le canal de la pique pour provoquer un contact certain de la tige avec l'huile; celle-ci s'écoule difficilement car les aiguilles ont rarement besoin d'être rechargées. On observe même que l'intensité de coloration de la zone nécrosée est beaucoup plus faible que dans l'expérience précédente. La tige se développe normalement et porte des feuilles.

En résumé l'huile de Ricin ne pénètre pas ou difficilement dans la tige, n'y circule pratiquement pas et n'a qu'une action limitée.

Une expérience identique faite avec une concentration plus faible (0,1 %) a donné des résultats semblables.

3° expérience

Cette expérience a été réalisée en employant le méthylcholanthrène dissous dans de l'huile d'olive à la concentration de 0,1 % et de 0,5 %. De même que dans les séries précédentes plusieurs régions de la plante ont été badigeonnées: le bourgeon terminal, la tige au niveau d'un entre-nœud, la base de la nervure foliaire principale, la surface de section de la tige, les feuilles, les bourgeons axillaires; la solution a été également injectée dans la tige au moyen de piqûres renouvelées plusieurs fois, ce qui, tout en maintenant l'agent cancérigène d'une façon quasi-permanente, détruisait chaque fois la couche de liège protecteur formée tout autour

de la piqure. Il a été fait, bien entendu, une série témoin, avec de l'huile d'olive pure.

L'expérience, qui a duré du 14 juin au 9 octobre de la même année, aboutit à des résultats analogues à ceux obtenus avec la trioléine cancérigène. Dans les plantes badigeonnées des régions nécrosées, d'importance variable, dues à la pénétration de l'huile d'olive, plus marquées dans les séries cancérigènes que dans les séries témoins, ont été observées sans que cependant la différence soit très grande. Quant aux tiges injectées, autour des piqûres apparaît du liège, lequel est arraché par le renouvellement du traitement; finalement la cavité se bouche par un " tissu mou " formé par les cellules abimées. En-dessous des zones traitées, des rameaux finissent par se développer qui évoluent normalement, portent des feuilles et même des fleurs. Mais dans aucun cas ne s'est produit de tumeur.

D'autres expériences ont été faites avec d'autres plantes : Soja, Balsamine, Fève, mais les résultats ont été toujours négatifs.

3^e PARTIE

EXPERIENCES FAITES AVEC DIVERSES POMMADES CANCERIGENES

Ces expériences ont également porté sur *Ricinus communis* L. var. *minor* Mill. et *Pelargonium zonale* L'Hérit.

a) Série ayant comme objet d'expérience *Ricinus communis* L. var. *minor* Mill.

Cette série faite en même temps et dans les mêmes conditions que les autres *Ricinus communis minor* comprend deux lots traités, à côté d'un lot témoin badigeonné avec l'excipient pur.

1^o lot : 8 Ricins injectés, après perforation de la tige, de pommade au dibenzanthracène. La pénétration est facilitée par l'emploi d'une baguette de verre.

2^o lot : 8 Ricins, badigeonnés, au niveau d'un entre-noeud jeune, de pommade au dibenzanthracène.

I. Résultats

- Injection : la perforation nécessitée par le mode de pénétration devient ultérieurement très visible par suite du soulèvement de ses bords : résultat déjà observé dans les lots de Ricins traités dans d'autres expériences. La paroi médullaire montre des proliférations qui rappellent celles déjà décrites antérieurement sur des sujets analogues. Elles sont peut être moins abondantes et moins lignifiées;

les cellules sont de taille variable suivant la zone à laquelle elles appartiennent. Quant au noyau que chacune d'elles renferme, il rappelle par ses dimensions, sa structure, le nombre et l'aspect de ses chromocentres, ses nucléoles et ses petits nucléoles le type bien connu du noyau normal. Encore une fois il y a hyperplasie et non hypertrophie

- Badigeonnages : cette méthode n'a donné aucun résultat et la pommade se desséchant avec le temps, a fini par former une croûte dure sur l'entre-nœud. Il n'y a donc pas de proliférations. Par contre cette pommade montre une action nécrotique sur le limbe des feuilles dans la zone localisée soumise à son action mais respecte les grosses nervures; on peut ainsi voir des feuilles perforées dont les trous sont traversés par ces nervures intactes.

2. Conclusion

La pommade au dibenzanthracène montre des effets analogues à ceux observés antérieurement, pour d'autres substances, sur la même plante : proliférations ou nécrose.

b) Série ayant comme objet d'expérience Pelargonium zonale L'Herit

Les pommades employées sont à base de lanoline et certaines d'entre elles sont utilisées dans les laboratoires pour obtenir des cancers animaux.

1^o expérience

Dans cette expérience les tiges de Pelargonium zonale sont, au préalable, coupées transversalement tandis que leur surface de section est recouverte d'une pommade grasse, à base de lanoline, renfermant du benzopyrène à 0,5 % ou 1 %. Les témoins seront traités à la lanoline pure.

Les résultats de l'expérience montrent que la surface de section des tiges témoins se nécrose et qu'apparaît, immédiatement en dessous, un anneau noirâtre de 1 mm d'épaisseur. Plus bas la diffusion de la lanoline donne un aspect gras, huileux à la tige.

Les extrémités de tiges traitées avec la pommade cancérogène deviennent également, un mois après, noirâtres mais sur une hauteur beaucoup plus importante : 5 à 7 cm pour la pommade à 1% 4 à 5 pour celle à 0,5 %. Sur cette hauteur la tige nécrosée se ramollit et s'aplatit sous les doigts. Ce n'est qu'en dessous de cette zone nécrosée que se développent, remplaçant le bourgeon terminal absent, les bourgeons axillaires.

Il n'y a donc pas apparition de tumeurs mais on remarque nettement que le carbure cancérogène accentue l'effet de nécrose déjà produit par son solvant.

A côté de l'expérience proprement dite, des bourgeons terminaux ont été badigeonnés de la même pommade. Les effets sont identiques: il y a nécrose et c'est au-dessous de cette zone noirâtre nécrosée qu'entrent en développement les bourgeons axillaires.

2° expérience

Cette expérience est identique à la précédente, mais les concentrations employées sont beaucoup plus faibles: 0,1 % et 0,05 %. Les résultats sont du même ordre avec cependant une zone nécrotique moins importante, s'étalant à 1 cm environ de la surface de section.

3° expérience

A mi-hauteur d'un entre-noeud de la région moyenne de la tige encore de couleur verte, on découpe deux volets d'environ 6 à 8 mm de haut et de 3 à 4 mm de large, de manière à mettre à nu le tissu criblé et la zone génératrice. Sur la surface ainsi découverte on dépose de la lanoline cancérogène employée aux mêmes concentrations que dans les expériences précédentes; elle est ensuite recouverte par les deux volets qui se rabattent et sont tenus fermés par un enveloppement de fils.

Les résultats de cette mise en contact de la substance cancérogène avec les tissus susceptibles de proliférer, ont été négatifs: les volets se sont nécrosés et desséchés; il s'est formé du liège sous-jacent, sans qu'il y ait eu apparition de néoformations tumorales.

4° expérience

On a employé dans cette nouvelle expérience comme produit cancérogène une crème à base de méthylcholanthrène utilisée à l'Institut du Radium et donnant sur les animaux de laboratoire des tumeurs nettement caractérisées.

Des pieds de *Pelargonium zonale* ont été badigeonnés avec ce produit dans les régions suivantes: bourgeons terminaux, entre-noeuds, aisselles des feuilles, pétioles et limbes; d'autres ont eu leurs tiges sectionnées et les surfaces de section ont été enduites de cette pommade cancérogène. Plusieurs badigeonnages sont faits au cours de l'expérience.

Les résultats les plus marquants consistent en un noircissement et une nécrose plus ou moins localisée des limbes qui peuvent du côté badigeonné, se replier, la tendance au brunissement des pétioles, l'apparition d'une bande nécrosée immédiatement en-dessous de la section traitée de la tige, une nécrose des bourgeons terminaux; quant aux bourgeons axillaires ils ne manifestent aucune intention de s'accroître. Comme dans les séries précédentes, il n'apparaît jamais de tuméfaction quelconque; la pommade cancérogène provoque la mort ou inhibe le développement des tissus.

4° PARTIE

EXPERIENCES FAITES AVEC LE GOUDRON DE HOUILLE CANCERIGENE

(FRACTION INSAPONIFIABLE)

Les 8 Ricins de ce lot sont injectés, toujours dans un jeune entre-noeud, grâce à une seringue hypodermique, de goudron cancérigène .

L'action du goudron semble être plus nocive: quelques pieds, en effet, mortifiés à l'emplacement de la pique, se sont rabattus et desséchés. La description morphologique, anatomique et cytologique de proliférations obtenues rappelle dans son ensemble les résultats acquis dans les autres lots de Ricinus communis minor. (Voir action des solutions huileuses cancérigènes sur des plantes adultes p. 355).

5° PARTIE

EXPERIENCES FAITES AVEC DES PSEUDO-SOLUTIONS

Dans cette série d'expériences la substance cancérigène a été présentée à la plante sous forme d'une pseudo-solution préparée de la manière suivante : le carbure cancérigène - ici du benzopyrène - est dissous dans l'alcool dans les proportions suivantes : 0,15 g de benzopyrène dans 5 cm³ d'alcool absolu, soit une solution à la concentration de 3 %. Cette solution est ensuite versée, très lentement et en remuant très vigoureusement avec un agitateur, dans 500 cc de liquide de Knop dilué de moitié. La concentration de la pseudo-solution est donc maintenant :

en benzopyrène: 0,03 %

en alcool: 1 %.

Les plantules de Blé (*Triticum sativum* L. variété Fylgia) provenant de graines ayant germé depuis 48 heures environ, ont en moyenne des racines de 1 cm de long . Elles se développeront soit dans cette pseudo-solution, soit dans une solution témoin composée de liquide de Knop dilué à moitié et d'alcool mélangés dans les mêmes proportions que la solution d'expérience et préparée de la même manière, soit enfin sur liquide de Knop dilué à moitié seul. On peut remarquer que la concentration en alcool est très faible et tend d'ailleurs à diminuer chaque jour.

Sur ces différents milieux le développement reste le

même. C'est ainsi que le système fasciculaire des racines prend son développement normal et que le coléoptile se dresse, perce ensuite les jeunes feuilles ; on n'observe pas de modifications quel que soit le milieu de culture employé.

Dans une autre série d'expériences conduite d'une manière analogue les quantités de benzopyrène employées furent plus faibles : 0,06 g et 0,10 g donnant des pseudo-solutions aux concentrations suivantes :

a) 0,06 dans 500 cc de Knop soit une concentration de 0,012 %

b) 0,10 dans 500 cc de Knop soit une concentration de 0,02%

Les résultats ont été identiques à ceux de la première série.

En résumé, sur les pseudo-solutions présentées, les plantules se développent comme les plantules témoins; aucune modification n'est décelable, aucune tuméfaction ne s'est extérieurement montrée. L'étude cytologique des racines montre que les figures mitotiques, normales et complètes, sont aussi nombreuses dans les plantules traitées que dans les plantules témoins. Le noyau quiescent lui-même garde son aspect habituel. Il n'y a donc pas de changements.

6° PARTIE

EXPERIENCES FAITES AVEC L'HUILE ANTHRACENIQUE

Les expériences suivantes, portant sur *Pisum sativum* L. et *Pelargonium zonale* ont utilisé comme milieu cancérigène une huile particulière dite huile anthracénique dont les principales caractéristiques sont les suivantes :

Densité 1,095 à 1,100

Viscosité Engler à 20° 4,1 à 4,2

Températures de distillation entre lesquelles l'huile a été recueillie :

Début 240/250 °

Fin.... au-dessus de 400 °

On n'a pu savoir les teneurs en anthracène, goudron, asphalte et cendres.

Cette huile s'étant révélée cancérigène pour les animaux de laboratoire il était intéressant de l'expérimenter sur les végétaux.

a) Essais sur Pisum sativum L.

Les premiers essais sur des plantules de *Pisum sativum* L. ont montré la grande toxicité de cette huile et ont entraîné une modification du protocole primitif d'expérience, établi d'abord de la manière suivante :

L'huile anthracénique est versée dans une grande boîte de Pétri que l'on recouvre ensuite d'une plaque de carton perforée de trous; par chacun d'eux passe une racine qui plonge seule dans le liquide tandis que les cotylédons retiennent la plantule sur le support cartonné.

Quelques plantules sont laissées pendant toute la durée de l'expérience sur ce milieu; les autres, c'est-à-dire la grande majorité, seront essayées et reportées, après un séjour de 1/4 d'heure, 1/2 heure, 1H, 3H, 6H, 12H, 24H, 48H, et 72H sur du Knop dilué de moitié où elles retrouveront des conditions normales de culture. Des fixations seront faites après séjour de 1H, 6H, 12H, 24H, et 72H sur ce milieu normal.

Les plantules cultivées en permanence sur huile anthracénique ont montré très rapidement sa nocivité. Les racines prennent, dès 3 h de traitement une consistance molle et au bout de 6H deviennent brunâtres. La tige cependant reste verte et les cotylédons jaunes, ce qui semble indiquer que l'huile ne monte pas à l'intérieur de la plante. Après 15H de traitement ces racines sont de couleur brunâtre, très molles, comme plissées, et par suite difficiles à placer dans des tubes étranglés quand on désire les remettre sur Knop; entre les pinces la racine s'écrase; cependant la partie terminale de la racine semble garder plus longtemps son calibre normal, résister davantage à la pression des pinces. La gemmule se développe faiblement - mais cesse rapidement de croître - ou pas du tout. Par la suite les racines sont complètement tuées, d'aspect grêles, filiformes, et de couleur sombre. Le milieu anthracénique est nettement défavorable à la vie de la plantule.

Il est évident, d'après ce qui précède, que la plantule aura d'autant plus de chance de survivre que son séjour sur l'huile anthracénique aura été plus court. C'est ce que vérifie l'expérience. Si les plantules restées 1/4 d'heure sur ce milieu peuvent reprendre leur développement, la reprise sera difficile, et leur nombre moins élevé pour celles dont le traitement aura duré 1/2 h et 1H; par exception, l'on voit parfois une racine traitée durant 3H reprendre, pendant un temps très court, son élongation. Il peut se former des radicelles, tout le long de la racine pour les premières mais il ne s'en forme que dans la partie tout à fait supérieure de la racine, c'est-à-dire dans une région probablement non touchée par l'huile, pour les dernières; ces radicelles, poussées après retour sur Knop, facilitent évidemment le retour de la plantule à une vie normale. Cependant la croissance, de moins longue durée, reste plus faible, en particulier pour la tige qui se développe moins rapidement et devient moins haute que les tiges témoins. Quant aux plantules

cultivées plus longtemps sur milieu anthracénique elles ne reprennent pas vie.

Quel que soit le mode de culture il n'est apparu, dans aucun cas, de tuméfaction. Les racines, lorsqu'elles se sont développées à nouveau, ont gardé leur forme cylindro-conique normale. L'action tumorigène de cette huile, démontrée sur les Animaux, ne s'exerce pas, au moins dans ces conditions, chez les Végétaux.

b) Essais sur Pelargonium zonale l'Herit.

Cette huile anthracénique a été également employée dans des expériences faites sur Pelargonium zonale suivant le protocole suivant :

a) badigeonnages des entre-nœuds des tiges, des aisselles, des feuilles, des pétioles et des limbes.

b) décapitation du bourgeon terminal suivi du dépôt de cette substance sur la surface de section.

c) ouverture d'un double volet dans l'écorce mettant à nu le cambium et badigeonnage de la surface de section ainsi découverte.

d) enfin badigeonnage de la surface de la plante avec un pinceau très fin après blessure faite avec la pointe d'un scalpel.

Les résultats ont été variés dans leur aspect, mais, de l'ensemble des expériences, on peut déduire que l'huile s'avère également toxique et tue la région qui est traitée; de plus qu'elle ne diffuse pas ou très mal dans la plante. On constate, par ex. que les feuilles, à l'endroit traité, noircissent et se nécrosent; qu'il en est de même de la région badigeonnée du pétiole, ce qui entraîne sa courbure vers le bas: la feuille se rabat alors contre la tige. Dans les entre-nœuds la région badigeonnée vire au noir, se dessèche, se contracte; les surfaces de sections sont "brulées" sur une faible épaisseur; il se crée une dépression noirâtre à ce niveau et la tige peut se plier en deux. Il n'apparaît pas plus de modifications tumorales que dans l'expérience précédente.

Il reste néanmoins à signaler quelques aspects curieux de ces traitements; il arrive que le limbe de la feuille rabattue reste vert alors que le pétiole qui le supporte est nécrosé sur un certain trajet; dans d'autres cas, un entre-nœud ayant été badigeonné s'est nécrosé comme il est normal, mais un bourgeon axillaire placé au-dessus s'est développé, malgré la présence en-dessous de lui de cette zone de nécrose. On peut déduire de ces faits d'une part que l'huile ne diffuse pas, que la nécrose reste localisée comme on l'a déjà fait remarquer, et, d'autre part, que le développement du bourgeon axillaire et le maintien en vie de la feuille n'ont pu se faire que par l'apport de substances nutritives en provenance de

la racine. Ce transport n'est possible que grâce aux vaisseaux. Cette huile anthracénique, qui s'est révélée mortelle pour les éléments cellulotiques, reste sans action sur les éléments lignifiés; grâce à eux la vie peut se poursuivre, au moins pendant un certain temps chez la plante traitée.

CONCLUSION

Les carbures cancérigènes, quelle que soit la manière dont ils sont présentés, quel que soit le tissu ou l'organe avec lequel ils sont en contact, ne provoquent généralement aucune réaction particulière, mais souvent une nécrose. S'ils engendrent une réaction - à partir de végétaux particulièrement favorables, comme le Ricin - c'est en exagérant des processus de multiplication qu'ils n'ont pu créer à eux seuls et qu'ils ne peuvent entretenir. L'action prolifératrice si nette de ces substances sur les Animaux ne se retrouve pas chez les Végétaux.

Néanmoins ces travaux nous ont amené, indirectement, à provoquer par voie expérimentale, des anomalies de la mitose; ces anomalies voisines du type colchicinique, ont apporté un fait de plus à l'hypothèse qui veut que la deshydratation du cytoplasme joue un rôle dans les phénomènes mitoclasiques.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

=====

Les recherches que nous avons faites sur les cécidies, le cancer et l'action des carbures cancérigènes sur les Végétaux, nous ont amené aux résultats suivants :

1° Etude des cécidies:

Nous avons étudié un certain nombre de cécidies appartenant aux Zoocécidies et aux Phytocécidies. Nous avons pu montrer pour les cécidies d'Arthropodes appartenant à un même groupe zoologique (Acaréens, Hémiptères, Diptères, Hyménoptères), qu'elles sont liées entre elles par un certain nombre de caractères morphologiques, anatomiques et cytologiques. Par conséquent chaque groupe présente un ensemble de caractères qui lui sont propres et permettent de le séparer des autres groupes. Il y a, de ce fait, des types de base tels que le type Hémiptère, le type Cynipide, autour desquels s'observent des variations plus ou moins importantes. Néanmoins il existe, entre les divers groupes, des termes de passage; en particulier les Diptéroécidies montrent des structures intermédiaires voisines les unes des Hémiptéroécidies, les autres des Hyménoptéroécidies. Nous avons, pour chaque groupe d'Arthropodes, résumé dans un tableau, les caractères communs et distinctifs de chaque groupe (voir page 300).

En revanche les Nématocécidies, les nodosités de Légumineuses et les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*, déjà très différentes entre elles, forment un groupe bien à part des cécidies dues aux Arthropodes ou n'ont avec elles que de faibles affinités (voir tableau page 296)

2° Classification.

De l'étude ainsi faite sur l'ensemble des cécidies nous avons pu dégager une classification simple, fondée sur les caractères morphologiques, anatomiques et cytologiques propres à chaque groupe d'agent vecteur.

Nous avons pu également partager les cécidies, au point de vue de leur nature, en cécidies, nodosités et tumeurs. Les cécidies ont été, à leur tour, partagées en paracécidies et eucécidies (ou vraies cécidies).

3° Définition des cécidies.

Nous avons également précisé la définition des cécidies en insistant sur le fait qu'elles doivent être entièrement constituées

par les tissus de l'hôte et non du parasite, ce qui élimine les rouilles mycéliennes en particulier.

4° La cécidogénèse.

Toute manifestation pathologique est la somme d'un certain nombre de processus qui font intervenir essentiellement l'hyperplasie cellulaire et l'hypertrophie cellulaire; mais ceux-ci sont précédés d'une dédifférenciation localisée des cellules dans une certaine zone, dédifférenciation qui peut inhiber une croissance d'organe ou une différenciation de tissu en cours.

Ces deux processus essentiels, hyperplasie cellulaire et hypertrophie cellulaire, n'ont pas toujours la même importance ni la même durée relative. Si l'hyperplasie persiste dans les tumeurs à *Phytophthora tumefaciens* et surtout dans le cancer, elle se limite aux abords du parasite dans la plupart des cas et peut faire place ultérieurement à l'hypertrophie; elle cesse alors et les cellules se différencient comme les cellules plus éloignées.

Notre travail nous a amené à penser que devait intervenir au cours de la cécidogénèse une substance de nature chimique émise par l'agent cécidogène, à laquelle serait imputable la construction de la cécidie. Cette substance serait à la fois hyperplasante et hypertrophiante, mais cette dualité d'action serait fonction de la concentration de la substance agissante, par l'intermédiaire d'un gradient de concentrations, le long du rayon d'action cécidogène. Nous avons rapproché cette action de celle des auxines végétales.

L'agent cécidogène serait ou la larve en voie de développement (Acariens, Hémiptères, Diptères, Nématodes) ou l'agent vecteur lui-même (Hyménoptères), mais dans ce dernier cas s'ajoute l'action de la larve qui déverse une substance complémentaire, substance essentiellement excito-mitotique chez les Tenthredinides, essentiellement hypertrophiante chez les Cynipides. Dans les bactériocécidies nous avons fait appel également à une substance du même type qui provoquerait les effets constatés.

Il y a un rapport étroit entre l'agent vecteur et le type de déformation qu'il engendre. Les unes sont de simples nodosités, les autres des cécidies de forme définie, d'autres des masses tumorales, sans oublier la structure interne particulière à chacune d'elles. Il faut donc admettre que chaque agent, en dehors de son pouvoir excito-mitotique et hypertrophiant, imprègne la cécidogénèse de sa marque personnelle qui fait que la cécidie possède tel ou tel type de structure, telle ou telle forme. La substance qu'émet le parasite est à la fois excito-mitotique, hypertrophiante et organisatrice; toutefois cette propriété organisatrice ne s'observe réellement que dans les cécidies définies et les nodosités, pas dans les tumeurs.

5° La mitose normale.

A la base de toute les manifestations cécidologiques

et cancéreuses étudiées se placent des divisions cellulaires qui, à partir d'une groupe de cellules préexistantes, appartenant exclusivement à l'hôte, engendrent aussi bien la cécidie et la nodosité que la tumeur. Ces multiplications cellulaires correspondent à des divisions mitotiques presque toujours normales, qui vont constituer entièrement ou presque ces néoformations. C'est donc la mitose normale qui est la clef de ces manifestations; elle apparaît comme le moyen le plus rapide, le plus direct de multiplication cellulaire. Cette excitation mitotique est générale quels que soient les agents vecteurs et les hôtes; cependant la durée de multiplication est limitée dans les cas de pathologie végétale étudiés, illimités et ne cessant qu'avec la mort de l'hôte pour le cancer animal. En définitive, l'agent causal provoque tout d'abord une stimulation mitotique. Les cellules plus ou moins différenciées font retour à un stade plus jeune, retour qui se traduit par leur capacité nouvelle à se diviser. Cette excitation mitotique est probablement la suite de modifications de la structure intime de la cellule portant sur le noyau et par voie de conséquence sur le métabolisme cellulaire. Ce rajeunissement ne se maintient d'ailleurs qu'au voisinage du parasite et pendant un certain temps; la cellule qui s'en éloigne se différencie dans la plupart des cas, puis l'action cécidogène cesse. Toutefois les modifications apportées à la cellule par le *Phytomonas tumefaciens* sont certainement plus profondes que celles dues aux autres agents cécidogènes car le pouvoir mitotique paraît être une propriété acquise par la cellule, propriété qu'elle garde au moins pendant un certain temps. La modification apportée correspondrait à une sorte de maladie cellulaire de durée variable mais pouvant être de longue durée. Seule la cellule cancéreuse animale subit des modifications définitives et garde indéfiniment le pouvoir de se multiplier. En résumé la mitose, entretenue d'une façon temporaire dans les zoocécidies et les nodosités de Légumineuses, est de longue durée dans les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* et indéfinie dans le cancer.

6° Les figures atypiques de mitose

Nous avons vu que des figures atypiques de mitose s'observaient dans un nombre de cas relativement restreint: rarement chez les cécidies d'Insectes, habituellement dans les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* et les tumeurs cancéreuses.

Les figures observées dans les cécidies sont vraiment particulières et il ne semble pas, du moins à notre connaissance, qu'elles aient été signalées avant nous. Le noyau est pourvu d'un certain nombre de bandes chromatiques qui font penser à des chromosomes complètement déroulés et en voie d'alvéolisation, mais beaucoup plus larges que les chromosomes normaux. Nous avons donc pensé à une liaison des chromonémas après duplication des chromosomes homologues. Mais ici la prophase, d'allure particulière, rappelle la prophase hétérotypique du fait de l'appariement des chromosomes homologues. Cet appariement précéderait l'anastomose des quatre chromonémas. En définitive les bandes chromatiques présentent un

aspect télophasique. Cette structure " pseudo-télophasique " persiste jusqu'à la fin de la vie gallaire ou plus rarement fait place à une structure plus ou moins réticulée.

Les figures de mitose atypiques observées dans les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* et le cancer présentent entre elles de grandes ressemblances; ce sont toutes des anomalies voisines ou semblables aux déviations dues à la colchicine ou au paradichlorobenzène, avec fonctionnement plus ou moins déficient du fuseau et des centromères, aboutissant à des cellules plurinucléées et polyploïdes.

Nous avons pensé que ces figures de mitose atypiques étaient dues à la substance émise par l'agent causal au cours de la cécidogénèse ou, pour les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* et le cancer, par les cellules transformées; ces substances agissent (directement ou non) comme la colchicine ou tout autre produit mitoclasique pour induire la formation de figures atypiques.

Ces figures atypiques, intéressantes en elles-mêmes, sont le témoin d'un état d'instabilité de la cellule ou sont en rapport avec un phénomène trophique; elles traduisent seulement un nouvel état particulier de la cellule, une sorte de déséquilibre, qui se manifeste par la déviation mitotique. Pour le cancer et les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens* la cellule atypique tumorale est la cellule déviée de son chemin, qui cesse de se multiplier, tandis que la cellule d'apparence normale est, au contraire, la cellule essentiellement dangereuse. Par elles-mêmes ces figures atypiques ne sont pas le sceau de la manifestation tumorale et il est curieux de constater qu'elles se rencontrent à la fois dans le domaine pathologique et dans le domaine naturel. Des figures atypiques se retrouvent, en effet, dans des cas normaux comme les assises nourricières des étamines, les cellules folliculeuses de l'ovaire de Pin, probablement dans des albumens, et peuvent s'obtenir par voie expérimentale, comme nous l'avons fait en traitant des racines par l'huile de vaseline et la trioléine. A des causes différentes mais agissant probablement sur le même mécanisme cellulaire correspondent des figures atypiques de mitose analogues.

7° Le noyau quiescent .

La structure du noyau quiescent est rarement touchée et les noyaux susceptibles de se multiplier ont une structure normale; mais dans les noyaux âgés, peu ou pas hypertrophiés, la structure peut se modifier légèrement. Le réseau chromatinien, surtout dans les noyaux semi-réticulés, est plus apparent et des aréfacts filamenteux apparaissent dans des noyaux aréticulés. Mais il s'agit de noyaux différenciés et l'on sait que les noyaux âgés d'organes normaux peuvent montrer de pareilles modifications.

Quand le noyau s'hypertrophie sa structure se maintient ou bien est modifiée; ce dernier processus est rare; nous ne

l'avons observé, comme on le sait, que dans deux cécidies de Cynipides. Quand la structure habituelle persiste quelques différences se présentent cependant par rapport au noyau normal relatives à l'épaisseur des chromocentres et des filaments dans les noyaux réticulés ou bien au nombre de chromocentres dans les noyaux aréticulés.

L'hypertrophie de ces noyaux peut être engendrée par deux causes :

a) une augmentation du volume du suc nucléaire seulement : c'est le cas des Acarocécidies et des Hémiptéroécidies.

b) une augmentation de la chromatine, c'est-à-dire par synthèse de cette substance qui se produit, sauf dans le cas où interviennent des figures atypiques de mitose (cancer, tumeurs à *Phytophthora tumefaciens*), à l'intérieur même du noyau dont la membrane ne disparaît pas. Cette synthèse intranucléaire, accompagnée d'une augmentation du suc nucléaire, peut être indirecte (ou figurée) ou directe suivant qu'elle fait intervenir (cas des cécidies de *Neuroterus baccharum* et *Andricus curvator*) ou non (cas des Diptéroécidies, de la plupart des Hyménoptéroécidies de Cynipides, des Nématocécidies, des nodosités de Légumineuses) des éléments d'allure chromosomique dans le noyau.

8° Cytoplasme et chondriome.

Dans les cécidies, les cellules du tissu nourricier ou les cellules qui se divisent activement sont riches en cytoplasme, et renferment, en général, un abondant chondriome mais pas de plastides visibles à l'exception des Nématocécidies où s'observent des protéoplastes. On voit dans quelques cas (*Rhodites rosae*, Nématocécidies, plantes traitées à l'huile de vaseline ou à la trioléine) des formations d'allure curieuse attribuées à des figures d'ergastoplasme.

9° Tumeurs à *Phytophthora tumefaciens* et cancer.

Nous avons pu montrer également que les tumeurs à *Phytophthora tumefaciens* renferment deux catégories cellulaires nettement différentes quant à leur évolution: l'une évoluant en cellules qui se divisent par voie normale, et constituent la masse principale de la tumeur : ce sont les cellules tumorales; l'autre évoluant dès le début en cellules atypiques, cessant ultérieurement toute division et ne formant qu'une infime partie de la masse néoplasique; il ne s'en forme plus au cours de l'évolution de la masse tumorale.

La comparaison de ces tumeurs à *Phytophthora tumefaciens* avec le cancer animal a montré qu'il ne s'agit pas de formations analogues malgré leurs ressemblances générales très suggestives.

10° Action des carbures cancérigènes sur les Végétaux.

Enfin l'étude très étendue que nous avons fait de

l'action des carbures cancérigènes sur les Végétaux a permis de démontrer qu'ils restent sans action sur les végétaux supérieurs. Cette inactivité peut être due au fait qu'ils ne pénètrent pas dans la cellule végétale mais peut dépendre aussi d'une incapacité sui-generis. La transformation qu'ils opèrent sur la cellule animale montre, encore une fois, que celle-ci diffère de la cellule végétale autrement que par sa morphologie.

Dans notre introduction nous nous sommes demandé si les manifestations pathologiques végétales s'accompagnaient d'altérations cellulaires et tout particulièrement si la mitose se déroulait suivant les processus habituels ou présentait des anomalies. Nous avons vu, pour l'ensemble des cécidies, que l'hyperplasie a lieu par mitoses normales; les aspects perturbés de la caryocinèse se s'observent rarement; deux cas chez les Cynipides, tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*, et encore chez ces dernières les figures atypiques sont-elles en nombre limité par rapport aux cellules d'allure normale qui constituent la masse tumorale. Cependant un phénomène particulier se présente dans un certain nombre de ces formations pathologiques qui est celui de la synthèse intranucléaire de chromatine. En dehors de ces aspects s'observent des phénomènes d'hypertrophie cellulaire, accompagnés ou non d'un enrichissement en cytoplasme de la cellule; enfin des figures curieuses s'observent dans le cytoplasme des cellules de certaines cécidies qui font penser à des figures ergastoplasmiques.

On rencontre donc dans les cécidies des aspects cytologiques intéressants.

Pour donner une conclusion à ce travail nous dirons, qu'il s'ajoutera - citant ici une phrase de Molliard - " aux mémoires relatifs à cette question pour montrer que la cellule végétale est le siège de phénomènes pathologiques très importants lorsqu'elle subit l'action de différents parasites animaux externes et que ces phénomènes paraissent avoir une grande généralité ".

BIBLIOGRAPHIE

Les traités, notes et autres publications en relation avec les sujets qui ont fait l'objet de nos recherches sont en nombre considérable; nous avons, pour éviter d'allonger la liste des références bibliographiques, choisi parmi eux les plus marquants, ceux qui sont en rapport étroit avec notre travail personnel et aussi ceux qui renferment une bibliographie intéressante à laquelle on pourra, le cas échéant, se reporter.

ARNAUD G. et M. - Traité de pathologie végétale Ed. Paul Lechevalier Paris 1931 (3 volumes).

ATKINSON G.F. - Nematode root galls. Journ. Elisha Mitchell Soc. 1889 6 p. 81-130

BAIS M.P. - Diptéroécidie foliaire (*Vicia cracca* L. attaquée par *Perrisia viciae* Kieff), ses caractères anatomiques et leur comparaison avec ceux du fruit. Rev. gén. Bot. 1933 45 p.5-19

BARIGOZZI C. CUSMANO L. - Chromosome numbers in cancer cells. Nature 1947 159 p. 505-506

BAUCH R. - Experimentelle Auslösung von Gigas-mutationen bei der Hefe durch carcinogene Kohlenwasserstoffe. Naturw. 1942 30 p. 263-264

BEAUVISAGE. - Les galles utiles Thèse d'agrégation Paris 1883

BEILLE L. - Sur les altérations produites par l' *Heterodera radicicola* sur les racines du *Papaya gracilis*. Congrès de Nantes de l'Assoc. fr. pour l'avance. des Sc. 1898 p. 413-416

BERNFELD M. - Recherches sur le cancer des plantes . Toulouse Médical (N° de novembre 1943).

----- Action de substances diverses sur la tige de *Pelargonium*. C.R. Soc. Biol. 1950 144 p. 501-502

BERTHELOT A. AMOUREUX Germaine. - Sur la sensibilité des plantules aseptiques à quelques substances carcinogènes. CR. Acad. Sc. 1937 204 p. 517-519 .

----- Sur la formation d'acide indol - 3 acétique dans l'action du *Bacterium tumefaciens* sur le tryptophane. CR. Acad. Sc. 1938 206 p. 537-540.

BEYERINCK M.W. - Über Pflanzengallen. Bot. Zeit. 1877 35 p.17 et sv.

----- Beobachtungen über die Ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Verhand. der Konink. Akad. van Wetenschapen 1883 22 p. I-198.

----- Die Galle von Cecidomyia Poae an Poa nemoralis. Entstehung normaler Wurzeln in Folge der Wirkung eines Gallenthieres. Bot. Zeit. 1885 43 p. 305-315 et 321-332.

BEZZI M. - Di alcuni cecidomiidi e ditteroceccidi nuovi per l'Italia od interessanti. RC Reale Istituto lombardo di scienze e lettere serie II 1899 32 p. I412-I426.

BLUMENTHAL F. HIRSCHFELD H. - Contribution à l'étude de certains cancers des plantes dûs au Bacterium tumefaciens. Résumé dans le Bull. de l'Assoc. fr. pour l'étude du Cancer 1922 II p. 67.

----- Contribution à la connaissance des tumeurs des plantes à Bacterium tumefaciens. Résumé dans le Bull. de l'Assoc. fr. pour l'étude du Cancer 1924 13 p.67.

BOIVIN A. MESROBEANU Lydia MARBE M. JUSTER P. SAVULESCO Tr. - Sur la production de tumeurs chez la plante au moyen de l'endotoxine non protéique du Bacterium tumefaciens. Arch. roumaines de Pathol. exp. et de microbiologie 1937 10 p. 67-78.

BOSC. - Sur une nouvelle espèce de Cécidomyide. Bull. de la Soc. philomatique 1817 p. 133.

BOSC M. - Sur la dégénérescence des noyaux et des chloroplastes des cellules de feuilles de Vigne parasitées par Plasmodora viticola (B et C) B et de Toni. CR. Soc. de Biol. 1946 140 p. 834-836

BRAUN A.C. - Development of secondary tumors and tumors strands un the crown-gall of sunflowers. Phytopathology 1941 31 p.135-149.

----- Studies on tumor inception in the crown-gall disease. Amer. Journ. of Bot. 1943 30 p.674-677.

----- Recent advances in the physiology of tumor formation in the crown-gall disease of plants. Growth 1947 II p.325-337.

BRAUN A.C. WHITE P.R. - Bacteriological sterility of tissues derived from secondary crown-gall tumors. Phytopathology 1943 33 p. 85-100.

BROWN N.A. GARDNER F.E. - Galls produced by plant hormones, including a hormone extracted from Bacterium tumefaciens. Phytopathology 1936 26 p. 708-713.

BUSIER P. - Lésions hépatiques provoquées par le méthylcholanthrène dans deux lignées pures de Souris. Diplôme d'Etudes supérieures Paris Juin 1944

BUVAT R. - Sur l'action d'hydrocarbures sur le tissu libérien de Carotte. CR. Acad. Sc. 1942 214 p. 128-130

----- Phénomènes de dédifférenciation dans les tumeurs corticales produites chez la Tomate. CR. Acad. Sc. 1943 216 p. 127-129.

----- Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales. Thèse Paris 1944. Ann. Sc. nat. Bot. II^e série 1944-45 5 et 6.

CAMERARIUS .- Voir Küster : Die Gallen der Pflanzen.

CARMINATI V. - Azione del benzopirène sullo sviluppo di vegetali superiori. Atti dell'Accademia Medica Lombarda 1940 19 p. 29

CAULLERY M. - Le parasitisme et la symbiose. 2^e édition 1950 Doin et Cie.

CAVARA F. - Intorno alla eziologia di alcune malattie delle piante coltivate. Stazione sper. agr. Ital. Modena 1897 30 p. 483

CHEN H.K. - Production of growth substance by clover nodule bacteria. Nature 1938 142 p. 753-754.

CHRISTIE J.R. - The development of root-knot nematode galls. Phytopathology 1936 26 p. 1-22.

CHRISTMANN M.C. - La galle de *Perrisia carpini* (F. Low) sur *Carpinus betulus* L. Rev. gén. Bot 1934 46 p. 470-483

COOK E.S. HART M.J. JOLY R.A. - The effect of 1.2.5.6 dibenzanthracene on the growth and respiration of the yeast. Science 1938 87 p. 331.

COOK M.T. - Early stages of crown-gall. Phytopathology 1923 13 p. 476-482.

COSENS A. - A contribution to the morphology and biology of insect galls. Trans. of the Canadian Inst 1912 9 p. 297-387.

COTTE H.J. - Recherches sur les galles de Provence. Thèse pour le diplôme sup. de Pharmacien Paris 1912

COURCHET L. - Etude sur les galles produites par les Aphidiens. Thèse Pharmacie Montpellier 1880

DAGUILLON A. - Sur une Diptéroécidie foliaire d'*Hypericum perforatum*

ratum. Rev. gén. Bot. 1898 10 p. 5-14

DAGUILLON A. - Sur une acrocécidie de Veronica chamaedrys L. Rev. gén. Bot. 1904 16 p. 257-264.

----- Les cécidies de Rhopalomyia millefolii H. Löw. Rev. gén. Bot. 1905 17 p. 241-253.

----- Les cécidies de Rhopalomyia tanaceticola Karsch. Rev. gén. Bot. 1907 19 p. 112-115

DANGEARD P.A. - Recherches sur les tubercules radicaux des Légumineuses. Le Botaniste 1926 16 p. 1-270

DARBOUX G. et HOUARD C. - Galles de Cynipides. Nouvelles Arch du Muséum Paris 1907 9 p. 173 - 262

DELACROIX G. - Maladies des plantes cultivées dans les pays chauds (ouvrage terminé par Maublanc). Ed. Augustin Challamel Paris 1911

----- Maladies des plantes cultivées. Maladies non parasitaires. Ed. Baillière et fils 1916.

----- et MAUBLANC A. - Maladies des plantes cultivées. Maladies parasitaires. Ed. Baillière et fils Paris 1916.

DEL GUERCIO G. - Intorno a tre specie rare di Mizozilini italiani e alle diverse galle prodotte da vari agidi sul Populus nigra. Redia (Firenze) 1905 3 p. 360-385

DODGE C.W. DODGE B.S. - Some effects of methylcholanthrene on the morphology and growth of yeasts. Ann. of the Missouri Bot. garden 1937 24 p. 583-590

DOUCHEZ Y. - Sur les galles des racines de Pomme de terre provoquées par le Spongospora subterranea (Wall) I. Johnson. Ann. Inst. Pasteur 1942 68 p. 351-53.

----- Production expérimentale de tumeurs des racines par inoculation d'un myxomycète (Spongospora subterranea). Ann. Inst. Pasteur 1944 70 p. 304 -305

DUFOUR I. - Description des galles du Verbascum et du Scrophularia et des insectes qui les habitent. Ann. Sc. nat. zoo 3^e série 1846 5 p. 5-24

EWING J. - Neoplastic diseases. Ed. W.B. Saunders Co. Philadelphia and London 1928.

FILIPJEV I.N. SCHUURMANS J.H. STEKHOVEN J.L. - A manual of agricultural helminthology. Ed. E.J. Brill Leiden 1941

FOCKEU H. - Contribution à l'histoire des galles. Etude anatomique de quelques espèces. Thèse Doctorat en médecine Lille 1889.

----- Recherches anatomiques sur les galles. Etude de quelques Diptéroécidies et Acarocécidies. Thèse Sc. nat. Paris 1896.

----- Recherches sur quelques cécidies foliaires. Rev. gén. Bot. 1896 8 p. 491-506.

----- Sur quelques cécidies orientales. Rev. gén. Bot. 1897 9 p. 48-57. et 103-118.

FRANCK A.B. - Die Krankheiten der Pflanzen. Ed. E. Trewendt Breslau 1896 (3 volumes).

FRED E.B. - Report of the Assistant bacteriologist. Ann. Rept. Virginia Agr. Exp. Sta. 1908 p. 1908 (d'après L. Wipf).

GAIN Ed. - Sur une galle du Chondrilla juncea L. Bull. Soc. Bot. Fr. 3^e Série 1894 I p. 252-254

GARRIGUES R. - Action de la colchicine et du chloral sur les racines de Vicia Faba. CR. Acad. Sc. 1939 208 p. 461-463.

----- Action de la colchicine et du chloral sur la racine de Vicia Faba. Rev. de Cytologie et de Cytophysiol. 1939-40 4 p. 262-301.

----- Action de quelques substances huileuses sur les racines de Pisum sativum. CR. Soc. Bio. 1941 135 p. 1065-1068

----- Sur les anomalies de la mitose observées dans du cancer humain. 1943 216 p. 822-824

----- Recherches cytologiques sur les tumeurs à Phytomonas tumefaciens. CR. Acad. Sc. 1943 217 p. 235-237

----- Action des carbures cancérigènes sur les Végétaux. Bulletin de l' Assoc. fr. pour l'ét. du cancer 1944-45 32 p. 131-144

----- La colchicine. La Nature (N° du 15 août 1945).

----- Sur des anomalies nucléaires observées dans les assises nourricières des grains de pollen. CR. Soc. Bio. 1945 139 P. 445-447.

----- Comparaison des tumeurs végétales à Phytomonas tumefaciens et du cancer animal. Communication au 5^e Congrès intern. du Cancer Paris Juillet 1950.

----- Sur un type particulier de noyau trouvé dans des Hyménoptéroécidies. CR. Acad. Sc. 1950 231 p. 984-986

GARRIGUES R. - Les atypies mitotiques dans les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*. CR. Soc. Bio. 1950 144 p.1457-1458.

----- Sur l'origine des cellules atypiques dans le cancer et les tumeurs à *Phytomonas tumefaciens*. CR. Soc. Bio. 1950 144 p.1459-1460.

GAUMANN E.A. translated by DODGE C.W. - Comparative morphology of fungi. Ed. Mc. Graw Hill New-York 1928.

GAUTHERET R.J. - La culture des tissus. Ed. Gallimard - Paris 1945

----- Comparaison entre l'action de l'acide indole-acétique et celle du *Phytomonas tumefaciens* sur la croissance des tissus végétaux. CR Soc. bio. 1946 140 p. 169-171

----- Réponse à Monsieur Lapique. CR. Soc. Bio. 1947 141 p. 476-477

----- Comparaison entre la structure des cultures de tissus normaux et des cultures de tissus de crown-gall de Topinambour. CR. Soc. Bio. 1947 141 p. 598-601

----- Action de l'acide indole-acétique sur le développement des tissus normaux et des tissus de crown-gall de Topinambour cultivés in vitro. CR. Acad. Sc. 1947 224 p. 1728-1730

----- Nutrition de quelques tissus végétaux normaux et pathologiques. Colloques internat. du CNRS : Unités biologiques douées de continuité génétique. Paris Juin-juillet 1948.

GAVAUDAN P. - La pathologie expérimentale de la caryocinèse et de la cytodierèse. Bull. du Museum d'Hist. Natur. de Marseille 1941 I p. 13-40

GAVAUDAN P. et N. DURAND J.F. - Sur les anomalies de la caryocinèse et de la cytodierèse provoquées par l'achloronaphtalène et le p-dichlorobenzène. C.R. Soc. Bio. 1939 130 p. 1443-1446

GEITLER L. - Die Entstehung der polyploiden Somakerne der Heteropteren durch chromosomenteilung ohne Kernteilung. Chromosoma 1939-40 I p. 1-22

GENEAU DE LAMARDIERE L. - Sur les mycocécidies des *Koestelia*. Rev. gén. Bot. 1898 10 p. 225-237 et 276-287.

----- Sur les mycocécidies des *Gymnosporangium*. Ann. Sc. nat. Botanique 9^e série 1905 2 p. 313-350.

GENEVES L. - Recherches sur la formation de deux catégories cellulaires dans les tumeurs corticales de la Tomate. Rev. gén. bot. 1946 53 p. 381-411

GERMAIN DE ST-PIERRE E. - Galls du *Poa nemoralis*. L'Institut (no du 9 mars 1853).

GILES N. - The effect of the deshydration on microsporogenesis in *Tradescantia*. Amer. Journ. of Bot. 1939 26 (5) p. 334 - 339.

GIOELLI F. - Action des filtrats de *Bacterium tumefaciens* sur les cultures " in vitro " de tissus végétaux. Riv. patho. vég 1940 3-4 p. II7-I30.

GOLDSTEIN S. - A microbiological test for carcinogenic hydrocarbons. Science 1937 86 p. 176-177

GREGOIRE F. - Contribution à l'étude des huiles minérales officinales. Thèse Pharmacie PARIS 1934

GRYNFELT E. - Les constituants morphologiques de la cellule dans le cancer. Biologie médicale 1935 25 p. 353-454

GUILLOT J. - Caractères et essais de quelques matières grasses pharmaceutiques et de la cire d'abeilles. (Diplôme supérieur de Pharmacien, Marseille 1937) Imprimerie A. Ged Marseille

HAMDI H. - Ueber die Histogenese, Bau und natur des sogenannten Pflanzenkrebses und dessen Metastasen. Ztschr. f. Krebsforsch. 1930 30 p. 547-552

----- Le cancer des plantes comparé aux cancers du règne animal. Acta cancerologica Budapest 1934 I p. 48-51; Résumé dans Index analyticus cancerologiae 1935.

HAMMERSCHMIDT C.E. - Anatomisch - pathologische Untersuchungen über die Natur und Entwicklung der Pflanzenauswüchse. Allg. östen Ztschr. f. d. Landwirt, Forstmann und Gärtner 1838 10 p. 35

HAUMESSER J. - Diptéroécidie florale produite par *Asphondylia Dufouri* (Kieff) sur *Verbascum floccosum* (W. et K.) Rev. gén. Bot. 1933 45 p. 71-87

HAVAS L.J. - Growth of induced plant tumours. Nature 1939 143 p. 789.

HEALD F.D. - Introduction to the plant pathology. 2° édition McGraw-Hill New-york London 1943.

HEDGCOCK G. - Cross inoculation of fruits trees and shrubs with crown-gall. U.S. departm. of Agric. Bureau of Plant industry Bull 131 1908 p. 21-23.

HILL J.B. - The migration of *Bacterium tumefaciens* in the tissue of tomato plants. Phytopathology 1928 18 p. 553-564

HILL J.B. BRITTINGHAM W.H. GIBBONS F.P. WATTS G.W. - Further notes on *Bacterium tumefaciens* and its host relationships. *Phytopathology* 1930 20 p. 179-186

HOCQUETTE M. - Evolution du noyau dans les cellules bactériennes des nodosités d'*Ornithopus perpusillus* pendant les phénomènes d'infection et de digestion intracellulaire. *CR. Acad. Sc.* 1930 191 p. 1363-1365

HOUARD C. - Etude anatomique de deux galles de Génévrier. *Miscellanees biologiques dédiées au Prof. Giard* 1899 p. 298-310.

----- Recherches anatomiques sur les galles de tiges : pleurocécidies. Thèse Paris 1903 ou *Bull. sc. France-Belg.* 1903 38 p. 140-419.

----- Caractères morphologiques des acrocécidies caulinaires *CR. Acad. Sc.* 1904 138 p. 102-104.

----- Recherches anatomiques sur les galles de tiges : acrocécidies. *Ann. Sc. nat. Bot. 8° série* 1904 20 p. 289-384.

----- Recherches anatomiques sur les Diptéroécidies des Génévriers. *Ann. Sc. nat. Bot. 9° série* 1905 I p. 67-100

----- Caractères morphologiques et anatomiques des Diptéroécidies des Génévriers. *Rev. gén. Bot.* 1905 17 p. 198-222

----- Sur les caractères histologiques d'une cécidie de *Cissus discolor* produite par l'*Heterodera radiculicola* Greff. Congrès de Lyon de l'Ass. fr. pour l'Avanc. des Sc. 1906 p. 447-453

IONESCU (Melle Elvira). - Sur une déformation de *Digitalis purpurea* produite par des Aphidiens. *CR. Soc. Bio.* 1929 102 p. 967-968.

IVANOFF SS AND RIKER A J. - Studies on the movement of the crown-gall organism within the stems of tomato plants. *Phytopathology* 1930 20 p. 817-829.

JENSEN C O. - Von echten Geschwülsten bei Pflanzen (Deuxième Conférence internationale pour l'ét. du Cancer. Rapport Paris 1910 p. 243-254.

----- Undersølgelser vedrørende nogle svulstilgnende Dannelser hos Planter. Kgl Veterinder og Landhøjskole Aarskrift Copenhagen 1918 Serum Laboratory n° LIV. p. 91-143.

KENDALL J. - The structure and development of certain Eryophid galls. *Zeitsch. für Pflanzenerkrankungen* 1929-30 2 p. 477-501

----- Histological and cytological studies of stems of plants injected with certain chemicals. A contribution to the gall problem *Inog. dissert. Sofia Univ. Fac. of Agr.* 1930.

KERNER A. - d'après Küster Pflanzenleben 1891 2 p. 511-520

KESSLER H.F. - Die Lebensgeschichte der auf *Ulmus campestris* L. vorkommenden Aphiden-Arten und die Entstehung der durch dieselben bewirkten Missbildungen an den Blättern. Ber. Ver. Natk 1878 24-25 p. 1-25

----- Neue Beobachtungen und Entdeckungen an den auf *Ulmus campestris* L. vorkommenden Aphiden-Arten. Ber. Ver. Natk. 1880 26-27 p. 57-90

KIEFFER J.J. - *Oligotrophus Solmsii* n. sp. eine neue lotharingische gallmücke. Mitteilung der Philomatichen Ges. in Elsass - Lothringen 1905 p. 179-184.

KISSER J. - Über die Wirkungen carcinogener Substanzen bei Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1939 57 p. 506-515

KISSER J. et LINDBERG L. - Untersuchungen über die Wirkung karzinogener Substanzen auf höhere Pflanzen. Jahrb. für. Wiss. Bot. 1940-41 89 p. 89-155

KOLLER P.C. - Origin of malignant tumour cells. Nature 1943 151 p. 244-246

KOMURO Hideo. - Über die Gewebeabnormität infolge von Riesenkern und Riesenzellentstehung durch Tauchung in Kohlen-teerlösung bei *Pisum sativum* Wurzelspitzen. Proc. of the Imp. Acad. Tokyo 1930 6 p. 375-378

----- Betrachtungen über die zytologischen Veränderungen in den Kolhenteerlösung getauchten Wurzelspitzen junger Pflanzen. Proc. of the Imp. Acad. Tokyo 1931 7 p. 110-113 et 114-116.

----- Betrachtungen über die zytologischen Veränderungen in den Kohlenteerlösung getauchten Wurzelspitzen junger Pflanzen. La cellule 1931 41 p. 219-239

KOSTOFF D. - Protoplasmic viscosity of dividing cells in floral buds of tobacco. Protoplasma 1930 11 p. 177-183

----- Cytoplasmic viscosity in Cynipid galls. Protoplasma 1930 11 p. 190-192

----- Tumor problem in the light of researches on plant tumors and galls and its relations to the problem of mutation. Protoplasma 1933 20 p. 440-456.

KOSTOFF D. KENDALL L. - Irregular meiosis in *Lycium halimifolium* Mill. produced by gall mites (Eryophyes). Jour. Genetics 1929 21 p. 113-115

KOSTOFF D. KENDALL J. - Studies on the structure and development of certain Cynipid galls. Biol. bull. of the Marine biol. labo. 1929 55 p. 402-443

----- Cytology of Nematode galls on Nicotiana roots. Zblt. f. Bakt. Parasitenk. u. Infect. 1930 81 p. 86-91

----- Studies on plant tumors and polyploidy produced by bacteria and other agents. Arch. f. Mikrobio. 1933 4 p. 487-508.

KULESCHA ZOIA - Production de tumeurs par l'inoculation de *Phytomonas tumefaciens* dans des fragments de parenchyme vasculaire de Topinambour et de liber de Carotte cultivés in vitro. CR. Soc. Bio. 1947 141 p. 24-25

----- Comparaison entre l'action du *Phytomonas tumefaciens* et celle de l'acide indole-acétique sur des fragments de parenchyme vasculaire de Topinambour cultivés in vitro. CR. Soc. Bio. 1947 141 p. 232-234.

----- Comparaison entre la structure anatomique des néoformations provoquées par l'action de l'acide indoleacétique et du *Phytomonas tumefaciens* sur des fragments de parenchyme vasculaire de Topinambour cultivés in vitro. CR. Soc. Bio. 1947 141 p. 358-360.

KUSTENMACHER M. - Beiträge zur Kenntnis der Gallbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffes. Jahrb. Bot. 1894 26 p. 82-185

KUSTER E. - Pathologische Pflanzenanatomie. G. Fischer Iena 1903.

----- Die Gallen der Pflanzen. Ed. Hirzel Leipzig 1911.

----- Ueber zelluloseartige Protoplasma-degeneration in Pilzwirtszellen. Protoplasma 1943 38 p. 13-20

LABOULBENE A. - Essai d'une théorie sur la production des diverses galles végétales. CR. Acad. Sc. 1892 114 p. 720-723

LACASSAGNE A. - Notions de pathogénie du Cancer acquises par l'expérimentation. Revue Scientifique Mars-Avril 1944 p. 160-167.

LACAZE-DUTHIERS (M. de) - Recherches pour servir à l'histoire des galles. Ann. Sc. nat. Bot. 3^e série 1853 19 p. 273-354

LAGERHEIM (G. de) - Einige neue Acarocécidien und Acarodomatien. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1892 10 p. 611-619

LANEERE A. - Précis de Zoologie. Ed. Desoer Liège 1931-32 Doin Paris.

LECHTOVA-TRNKA (Mme M.) - Etude sur les bactéries des Légumineuses

et observations sur quelques Champignons parasites des nodosités.
Le Botaniste 1931 23 p. 301-530

LEFEVRE J. - Observations sur la teneur de divers Végétaux en
acide indol-3-acétique. CR. Soc. Bio. 1939 130 p. 225-227.

LEGER P. - Diptéroécidies produites par *Rhopalomya millefolii*
(H.L.) sur *Achillea millefolium*. Rev. gén. Bot. 1936 48 p.
253-272.

LEMESLE R. - Mycoécidie florale produite par le *Fusarium monoli-*
forme Sh. v. *Anthophilum* (A.B.) Wr. sur le *Scabiosa succisa* L.
Rev. gén. Bot. 1935 47 p. 337-361.

LEVAN A. - Cytological phenomena connected with the root swelling
caused by growth substances. Hereditas 1939 25 p. 87-96.

LEVIN I. and LEVINE M. - Malignancy of the crown-gall and its ana-
logy to animal cancer. Jour. of Cancer Res. 1920 5 p. 243-260

-----, - The rôle of neoplasia in parasitic di-
seases of plants. Journ. of Cancer Res. 1922 7 p. 171-178

LEVINE M. - The so-called strands and secondary tumors in the crown-
gall disease. Phytopathology 1925 15 p. 435-451

-----.- A comparative cytological study of the neoplasms of
animals and plants. Journ. of Cancer res. 1925 2 p. II-49

-----.- Studies on crown-gall transplants. Proc. of the Soc.
for exp. Bio. and Med. 1928 25 p. 235-237 (voir aussi abstracts
of Phytopathology 1928 18 p. 130)

-----.- A comparison of the behavior of crown-gall and cancer
transplants. Bull. of the Torrey Bot. Club 1929 56 p. 299-315.

-----.- The chromosome number in crown-gall and cancer tissue.
Abstract of Phytopathology 1929 19 p. 97.

-----.- Chromosome number in cancer tissue of man, of rodent,
of bird and in crown-gall tissue of plants. Journ. Cancer. Res.
1930 14 p. 400-425.

-----.- Studies in the cytology of cancer. Amer. Journ.
of Cancer 1931 15 (1,2,3) p. 144-211, 788-834, 1410-1494.

-----.- A preliminary report on plants treated with the carci-
nogenic agents of animals. Bull. of the Torrey Bot. Club 1934
61 p. 103-118.

-----.- The response of plants to localized applications of
various chemical agents. Bull. of the Torrey Bot. Club 1936 63
p. 177-200.-

- LEVINE M. - Plant tumors and their relation to cancer. Bot. rev. 1936 2 p. 439-455
- .- Crown-gall like tumors induced with Scharlach-red on the plant Kalanchoe. Proc. of the Soc. for Exp. Biol. and Med. 1939 40 p. 599-603.
- .- Formative influence of carcinogenic substances. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 1942 10 p. 70-77.
- .- Crown-gall disease on rhubarb. Bull. of the Torrey Bot. Club. 1947 74 p. 115-120.-
- .- and BERGMANN H. - The effects of coal-tar and other chemicals on the roots of Allium cepa. Amer. Journ. Cancer 1936 26 p. 291-315.
- LEWIS Margaret R. - The chromosomes of malignant cells. Anatomical record 1930 45 p. 269.
- LEWIS W.H. - Normal and malignant cells. Science 1935 81 p. 545-553.-
- LICHTENSTEIN J. - Les pucerons. Monographie des Aphidiens. - Montpellier 1885.-
- .- Monographie des Pucerons du Peuplier. - Montpellier 1886.-
- LINDFORD M.B. - Parasitism of the root-knot nematode in leaves and stems. Phytopathology 1941 31 p. 634-548.
- LINK G.K.K. - Role of heteroauxones in Legume nodule formation, beneficial host effects of nodules and soil fertility. Nature 1937 140 p. 507.
- .- and Virginia EGGERS. - Avena coleoptile assay of ether extracts of nodules and roots of Bean, Soybean, and Pea. Bot. gaz. 1940 101 p. 650-657.
- .- Hyperauxiny in crown-gall of tomato. Bot. gaz. 1941 - 42 103 p. 87-106
- .- WILCOX H.W. LINK A.D. - Responses of Bean and Tomato to Phytomonas tumefaciens, Phytomonas tumefaciens extracts, indol-acetic acid and wounding. Bot. Gaz. 1936 - 37 98 p. 816-867.
- LOCKE S.A. RIKER A.J. DUGGAR B.M. - Growth substance and the development of crown-gall. Journ. of agr. res. 1938 57 p. 21-39.-

LOCKE S.A. RIKER A.J. DUGGAR E.M. - Production of growth substance on peptone broth by crown-gall bacteria and related non-gall forming organisms. Journ. of agr. res. 1939 59 p. 519-525.

----- The nature of growth substance originating in crown-gall tissue. Jour. of agr. res. 1939 59 p. 535-539.-

LOW F. - Mittheilungen ueber Gallmaecken. Verh. Zool. Bot. Ges. 1878 28 p. 387-406.

Mac CARTY W. C. - The value of the macronucleolus in the cancer problem. Amer. Journ. Cancer 1936 26 p. 529-532.

----- Further observations on the macronucleolus of cancer. Amer. Journ. cancer 1937 31 p. 104.

Mc SOY Elisabeth P. - A cytological and histological study of the root nodules of the Bean *Phaseolus vulgaris* L. Zblt. f. Bakt. Parasitenk. und Infekt. 1929 79 p. 394-412.

MAGNUS - Die Entstehung der Pflanzengallen Verursacht durch Hymenopteren Iena 1914.

MAGROU J. - Tumeurs expérimentales dues au *Bacterium tumefaciens*. Rev. de patho. végét. et ento. agricole. 1924 II p. 73-77

----- Recherches expérimentales sur le cancer des plantes. Ann. de l'Inst. Pasteur 1924 38 p. 851-872.

----- Le cancer des plantes. Revue scientifique 1925 63 p. 33 - 43.

----- Les tumeurs des plantes. Trav. de la Clin. Chir. de la Salpêtrière, première série 1926 p. 141 - 162.

----- Le *Bacterium tumefaciens* dans les tissus du cancer des plantes. CR. Acad. Sc. 1926 183 p. 804-806.

----- Sur l'anatomie du cancer des plantes ou crown-gall. CR. Acad. Sc. 1926 183 p. 986-988.

----- Recherches anatomiques et bactériologiques sur le cancer des plantes. Ann. de l'Inst. Pasteur. 1927 41 p. 785-800.-

----- Etude des galles produites par le *Bacterium tumefaciens*. Ann. des Sc. Nat. Bot. 10^e série 1928 10 p. 546-584

MAIPIGHI M. - Opera omnia. Londini, t. I partis secundae : De Gallis p. 112-132 fig. 7-74 ; De Variis Plantarum Tumoribus et excrementis p. 133 - 135 fig. 75 - 81 1687.

MANGENOT G. - Les néoplasmes des Végétaux . Paris médical 1923 47
p. 159-166.

----- .- Sur les galles de Thonningia coccinea . CR. Acad.
Sc. 1947 224 p. 665-666

----- .- Recherches sur l'organisation d'une Balanophoracée
Thonningia coccinea Wahl. Rev. gén. Bot. 1947 54 p. 201-244.

MARCHAL E. - Eléments de pathologie végétale appliquée à l'Agronomie
et à la Sylviculture . Ed. Maison Rustique Paris 1925

MARESQUELLE H. J. - Etude sur le parasitisme des Urédinées. Thèse
Paris 1929 ou Ann. Sc. nat. Bot. 10^e série 1930 12 p. 1 - 122

----- .- Défaut d'allongement et dépolariation de la
croissance dans les morphoses parasitaires . Rev. gén. Bot. 1935
47 p. 129-143, 193-214 et 273 - 292.

----- .- Les processus fondamentaux de la cécidogénèse.
Ann. Sc. nat. Bot. 10^e série 1937 19 p. 379-392.

----- .- SCHNELL R. - Etude expérimentale des phases de
l'action cécidogène dans une galle . CR. Acad. Sc. 1936 203 p.
270-272.

MEISSEL M. N. - Effect of cancerogenic substances upon microbic
cells. C. R. (Doklady) Acad. Sc. URSS 1944 42 (9) p. 399-400.

MENDELSON W. - The significance of abnormal mitosis in the deve-
lopment of malignancy. Amer. Journ. Cancer . 1935 24 p. 626-636

MENETRIER P. - Cancer in "Nouveau traité de Médecine et de thérapeu-
tique " 2^e édition Baillière fils Paris 1926.

MEYER J. - Observations sur l'évolution pathologique et la ségré-
gation précoce des cellules cystolithiques de l'Ortie dioïque. Rev.
de Cyto. et Cytophysologie 1944 7 p. 45 - 185.

MILOVIDOV P. F. - Uber einige neue Beobachtungen an dem Lupineknöl-
chen. Centrbl. f. Bakt. 1926 68 p. 333 - 345

----- .- Recherches sur les tubercules de Lupin . Rev. gén.
Bot. 1928 40 p. 193 - 205 .

----- .- Coloration différentielle des bactéries et des chon-
driosomes . Arch. anato. Microsc. 1928 24 p. 19-31.

----- .- Zur Zytologie der Pflanzentumoren. Protoplasma
1930 10 p. 294 - 296.

----- .- (d'après H. Poussel) Protoplasma 1938 30 p. 426-
459.

MOELLENDORFF (W. von). - Zur Kenntnis der Mitose. Diverses publications dont en particulier : - X. Ueber das Vorkommen pathologischen Mitosen in Gebewekulturen des Brown-Pearce-tumors. Zugleich ein Beitrag zur Frage der Tumormitosen. Zeitschr. f. Zellforsch. und mikr. Anato. 1941 31 p. 60-90

MOLLIARD M. - Sur les modifications produites dans les épillets du *Bromus secalinus* L. infestés par le *Phytoptus dubius* Wal. Bull. de la Soc. Bot. Fr. 1894 41 p. 430-434

----- . - Recherches sur les cécidies florales. Thèse Paris 1895 ou Ann. Sc. Nat. Bot. 8^e série 1895 I p. 67-245.

----- . - Hypertrophie pathologique des cellules végétales. Rev. gén. Bot. 1897 2 p. 33-44

----- . - Sur la galle de l'*Aulax papaveris* Perris. Rev. gén. Bot. 1899 II p. 209-217

----- . - Sur les modifications histologiques produites dans les tiges par l'action des *Phytoptus*. CR. Acad. Sc. 1899 129 p. 841-844.

----- . - Sur les caractères anatomiques de quelques Hémip-téroécidies foliaires. Miscellanées biol. dédiées au Prof. Giard 1899 p. 489-504.

----- . - Sur quelques caractères histologiques des cécidies produites par l'*Heterodera radicicola* Greff. Rev. gén. Bot. 1900 12 p. 157-165.

----- . - La galle du *Cecidomyia Cattleyae* n. sp. Marcellia 1902 I p. 165-170.

----- . - Caractères anatomiques de deux *Phytoptocécidies* caulinaires internes. Marcellia 1902 I p. 21-29.

----- . - Remarques physiologiques relatives au déterminisme des galles. Bull. de la Soc. Bot. Fr. 1910 57 p. 24-31.

----- . - Action hypertrophiante des produits élaborés par le *Rhizodium radicicola* Beyer. C.R. Acad. des Sc. 1912 II5 p. 1531-34.

----- . - Production artificielle d'une galle. CR. Acad. Sc. 1917 165 p. 160-162.

----- . - La galle de l'*Aulax minor* Hartig. Rev. gén. Bot. 1921 33 p. 273-294.

MOREL G. - Remarques sur l'action de l'acide naphthyle-acétique sur le développement des tissus de Vigne-Vierge. CR. Soc. Bio. 1946 140 p. 269-271.

MOTTE J. - La tumeur à Bacterium tumefaciens et le cancer (Essai analytique). Thèse Doctorat en médecine Montpellier 1930 .

MOTTRAM J.C. - Some effects of cancer-producing agents on chromosomes. British. Jour. of Exper. Pathology 1934 15 p. 71

MULLER C. - Mitteil über d. uns. Kulturpflanzen schädlichen, das Geschlecht Heterodera bildenden Würmer. Landwirtsch Jahrb. 1884 13 p. I

NALEPA A. - Katalog der bisher beschriebenen gallmilben ihrer Gallen und Nährpflanzen. Zool. Jahrb. (Systematik.) 1893 - 94 7 p. 274-328.

NEMEC B. - Über die Nematodenkrankheit der Zuckerrübe. Zeitsch. f. Pflanzenkrankh. 1911 21 p. I-10.

----- . - Untersuchungen über Eryophydengallen. Studies from the plant physiological laboratory of Charles University Prague 1924 2 p. 47-94.

----- . - Über Pflanzentumoren. Arch. f. exp. Zellf. 1928 6 p. 172-177.

NOEL Christiane . - Recherches anatomiques sur le début de tumeurs corticales obtenues par inoculation superficielle de Phytomonas tumefaciens sur des tiges de Pelargonium zonale. CR. acad. Sc. 1944 218 p. 205-207.

----- . - Recherches anatomiques sur le crown-gall. Ann. Sc. nat. Bot. II^e série 1946 7 p. 87-145.

NYSTERAKIS F. - Phytohormones et court-noué de la Vigne. CR. Acad. Sc. 1945 221 p. 54-56.

----- . - Résistance des vignes américaines au phylloxera et sensibilité de leurs cellules aux phyto-hormones. CR. Acad. agricult. France 1946 32 p. 444-446.

----- . - Nouvelle interprétation de la formation des cécidies. CR. Acad. Sc. 1946 222 p. 1133-1134

OBERLING Ch. GUERIN M. et P. SANNIE Ch. - Influence du solvant sur le pouvoir cancérigène du 3-4 Benzopyrène. C.R. Soc. Bio. 1939 130 p. 17-19.

ORTIZ PICON J.C. - Ensayos experimentales acerca de la accion del alquitran sobre las cellulas vegetales. Arch. espanoles de Oncologia 1932 2 679-682 (d'après Levine et Bergmann Amer. Journ. Cancer 1936 26 p. 291-315.

OWEN S.E. WEISS H.A. PRINCE L.H. - Carcinogens and planarian tissues regeneration. Amer. Journ. Cancer 1939 35 p. 424-426

PATTON R.L. NEBEL B.R. - Preliminary observations on physiological and cytological effects of certain hydrocarbons on plant tissues. Amer. Journ. of Bot. 1940 27 p. 609-613

PEKLO J. - Ueber die Smithschen Rübenknochen. Zeitschr. f. Zuckerindustrie in Böhmen 1915 39 p. 204 - 219

PERRIS - Observation sur les insectes qui vivent dans la galle de l'Ortie dioïque. Ann. Soc. Entomo. de Fr. 1870 4^e série 10.

PINOY P.E. - A propos du cancer des plantes ou crown-gall. CR. Acad. Sc. 1925 180 p. 311-313

PITTALUGA G. BESSIS M. - Sur la structure des nucléoles dans des cellules normales et pathologiques. Bull. d'Histo. appliquée à la Physio. et à la Patho. 1944 21 p. 23-36

POLITZER G. - Die Zellteilung in Karzinom. Wien Klin. Wochenschr. 1935 48 p. 1055.

POURBAIX Y. - Etude de l'influence d'un corps cancérigène hydrosoluble sur le métabolisme des hydrates de carbone de la levure. CR. Soc. Bio. 1937 126 p. 92-94.

POURBAIX Y. DECLERCK J. - Mutation d'une race de levure sous l'influence d'un corps cancérigène, le Styryl 430. Acta bio. Belg. 1942 2 p. 20-26.

POUSSEL Hélène - Action de la pression osmotique sur le cinèse: production d'anomalies comparables à celles obtenues par les agents chimiques mito-inhibiteurs. Archives originales du Centre de Documentation en date du 22 février 1945.

PRILLIEUX M. - Note sur les galles des tiges du Poa nemoralis. Ann. Sc. nat. Bot. 3^e série 1853 20 p. 191-196.

PRILLIEUX Ed. - Etude sur la formation et le développement de quelques galles. Ann. Sc. nat. Bot. 6^e série 1876 3 p. 113-137

----- - Intumescences sur les feuilles des oeillets malades. Bull. de la Soc. Bot. Fr. 2^e série 1892 14 p. 370-371

----- - Maladies des plantes agricoles et des arbres fruitiers et forestiers causées par des parasites végétaux. Ed. F. Didot Paris 1897.

QUEVA M.C. - Modifications anatomiques provoquées par l'Heterodera radiculicola Müll, dans les tubercules d'une Dioscorée. Congrès de Caen de l'Assoc. fr. pour l'Avanc. des Sc. 1894 p. 629-633

RAMAHENINA RANAIVO - Tension superficielle des huiles. Thèse Pharmacie Montpellier 1933.

REAUMUR (R.A. Ferchault de). - Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes 1737 to 2 et 3.

RIKER A.J. - Some relations of the crown-gall organism to its host tissue. Journ. of Agric. Res. 1923 25 p. 119-132

-----, - Some morphological responses of the host tissue to the crown-gall organism. Journ. of Agric. Res. 1923 25 p. 425-437

-----, - Cytological studies of crown-gall tissue. Phytopathology 1925 15 p. 48

-----, - Cytological studies of crown-gall tissues. Amer. Journ. Bot. 1927 14 p. 25-37

-----, - BERGE T.O. - Atypical and pathological multiplication of cells approached through studies on crown-gall. Amer. Journ. Cancer 1936 25 p. 310-357

-----, - NAGY R. - Cell stimulation by chemicals in relation to crown-gall. Phytopathology 1938 28 p. 18-19

ROBINSON W. WALKDEN H. - A critical study of crown-gall. Ann. of Bot. 1923 37 p. 299-324.

ROPP (R.S. de). - The growth-promoting and tumefacient factors of bacteriafree crown-gall tumor tissue. Amer. Journ. Bot. 1947 34 p. 248-261.

ROSE M. - Recherches expérimentales sur la cécidogénèse et les néoplasies chez les Végétaux. Bull. bio. France Belgique 1939 73 p. 336-366.

-----, - Production expérimentale de tumeurs par piqûres multiples sur la feuille de chou cultivé. CR. Soc. Bio. 1941 135 p. 1485-1487.

-----, - Production expérimentale de tumeurs sur la feuille de Chou par la technique du " puceron artificiel ". CR. Soc. Bio. 1941 135 p. 1491-1492.-

-----, - Tumeurs expérimentales chez Pelargonium zonale. CR. Soc. Bio. 1941 135 p. 1493-1494.

ROSE M. BERTHELOT J. - Sur la production de tumeurs expérimentales chez les Végétaux supérieurs par inoculation du venin de Cobra Naja tripudians CR. Acad. Sc. 1939 208 p. III2 -III4

ROSS H. - Praktikum der Gallenkunde. Berlin 1932 J. Springer.

ROUSSY G. - In " Nouveau traité de Médecine " : Cancer. Masson 1922

ROUSSY G WOLFF M - Le cancer des plantes . Ann. de Médecine 1922
II p. 75-85.

SCHAEDE R. - Untersuchungen an den Wurzelknöllchen von Vicia Faba und
Pisum sativum. Beitr. zur Bio. der Pflanzen . 1941 27 p. 165-188

SCHNELL R. - Flexions pathologiques des rameaux d'Epicea. Rev. gén.
Bot 1936. 48 p. 569-587

SIMONET M GUINOCHET M - Sur l'apparition dans les tissus végétaux
de cellules polyploïdes sous l'influence des vapeurs de paradichloro-
benzène. C.R. Soc. Bio. 1939 130 p. 1057-1060.

----- - Anomalies morphologiques et caryologiques
provoquées sur les jeunes plantules, par les dérivés halogénés des
carbures cycliques C R Soc. Bio. 1939 131 p. 222 - 224

SMITH E F - Crown-gall of plants . Phytopathology 1911 I p. 7-II

----- - Crown-gall and sarcoma U.S. Dept. of agric. Bureau
of plant industry 1911 Bulletin 85

----- - Pflanzenkrebs versus Menschenkrebs. Centrabl. f. Bakt
Parasitenk. und Infekt. 1912 35 p. 394-406

----- - Further evidence that crown-gall of plants is cancer
Science 1916 43 p. 871 - 889

----- - Tumors in plants Science 1916 44 p. 611-612

----- - Further evidence as to the relation between crown-gall
and cancer Proc. Nat. Acad. Sc. 1916 2 p. 444-448

----- - Studies on the crown-gall of plants. Its relation to
human cancer Journ. of Cancer Res. 1916 I p. 231-309

----- - Crown-gall and cancer Journ. of amer. medic assoc.
1916 67 p. 1318

----- - Mechanism of tumor growth in crown-gall. Journ. of
agric. res. 1917 8 p. 165-186

----- - Production of tumors in the absence of parasites. Arch.
dermatology and syphilology 1920 2 p. 176-180

----- - An introduction of bacterial diseases of plants. Ed.
WB Saunders. C° Philadelphie and London 1920.

----- - Twentieth century advances in cancer research. Journ.
of radiology 1923 4 p. 295-317

----- - Appositional growth in crown-gall tumors and cancer.
Journ. of cancer Res. 1927 1 p. 1 - 49

- SMITH F.F. - Crown-gall and its analogy to cancer . A reply. Journ. of Cancer res. 1924 8 p. 234 -
- , - Le crown-gall . Rev. de Patho. vég. et ento. agric. 1924 II p. 219-228.
- , - Le cancer des plantes . Paris Médical 1925 56 p.185 (d'après Magrou).
- , - Some newer aspects of cancer research. Science 1925 61 p. 595-601.
- , - Recent cancer research. Amer. Naturalist. 1926 60 p. 240-256.
- , - BROWN Nellie A. CULLOCH Lucia . - The structure and development of crown-gall : a plant cancer . U.S. department of Agric. Bureau of plant industry . Bull. 255 1912 .
- , - TOWNSEND C.O. - Crown-gall of plants : its cause and remedy . U.S. department of Agric. Bureau of plant industry. Bull. 213 1911 .
- , - TOWNSEND C.O. - A plant tumor of bacterial origin. Science 1907 25 p. 671-673 .
- SORAUER P. - Handbuch der Pflanzenkrankheiten 3 vol. Ed. Paul Paray Berlin p. 1908 - 1913 .
- STAPP C. - Der bakterielle Pflanzenkrebs und seine Beziehungen zum tierischen und menschlichen Krebs. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1927 45 p. 480-504.
- STEINER G. - The problem of host selection and host specialization of certain plant-infesting nemas and its application in the study of nemie pests. Phytopathology 1925 15 p. 499-534.
- STOWEL R.E. - Thymonucleic acid in tumors . Cancer Res. 1945 5 p.283 294.
- THIMANN K.V. - On the physiology of the formation of nodules on legume roots. Proc. Nat. Acad. Science 1936 22 p. 511-514
- THOMAS F. - Ueber Phytoptus Duj. und eine grössere Anzahl neuer oder wenig gekannter Missbildungen welche diese Milbe und Pflanzen hervorbringt Zeitschr. f. gesannten Naturw. 1869 33 p. 316-366
- , - Beiträge zur Kenntniss der Milbengallen und der Gallmilben: die Stellung der Blattgallen an den Holzgewächsen und die Lebensweise von Phytoptus. Zeitschr. f. ges. Naturw 1873 42 p. 513-537
- THOMAS M. - Le cancer chez les animaux et les Végétaux . Rev. gén. Bot. 1909 21 p. 241-247.

THOMAS P. - Manuel de Biochimie Paris Masson 1936

THOMAS P.T. - Experimental imitation of tumor conditions . Nature 1945 155 p. 738-740

----- - DREW R. - Chemical control of mitosis . Nature 1943 152 p. 564-565.

TISCHLER G. - Ueber Heterodera gallen an den Wurzeln von Circaea lutetiana. L. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1901 19 p. 95-107

TOUMEY J.W. - An enquiry into the cause and nature of crown-gall . Bull. of Arizona Agr. exp. station 1900 Bull. 33 p. 7-64

TREUB M. - Quelques mots sur les effets du parasitisme de l' Heterodera javanica dans les racines de la canne à sucre. Ann. du Jardin de Buitenzorg 1887 6 p. 93-96

TUBEUF (von) . - Pflanzen krankheiten durch kryptogamen Parasiten verursacht. Berlin 1895 .

VAN TIEGHEM PH. DOULIOT H. - Origine, structure et nature morphologique des tubercules radicaux des Légumineuses. Bull. de la Soc. bot. de Fr. 1888 35 p. 105-108

VERRIER (Mlle M.L.) .- Contribution à l'étude des cécidies d'Auvergne . Bull. de la Soc. d'Hist. nat. d'Auvergne 1927 II p. 1-8

----- . - Sur les particularités de l'appareil mitochondrial de quelques cécidies . CR. Acad. Sc. 1928 187 p. 611-613.

----- . - Etude anatomique et cytologique d'une cécidie sur Senecio cacaliaster Lamk. Bull. Soc. entomo. Fr. 1928 47 p. 19-26.

----- . - Contribution à l'étude de la cécidie de Livia juncorum Latr. (Hemiptères Psyllidae) sur Juncus conglomeratus. Bull. Soc. entom. Fr. 1929 34 p. 77-80

----- . - Etude biologique de quelques galles des capitules de Composées. Bull. Bio. France-Belgique 1930 64 p.191-197 .

----- . - Observations préliminaires sur les cécidies des régions montagneuses . Livre jubilaire de M. E.L. Bouvier PARIS 1936 p. 361- 365

----- . - Observations complémentaires sur les zocécidies de la région d' Oredon . Bull. Soc. Entomo. Fr. 1937 42 p. 24-26.

----- LOW . - Recherches sur les galles de Pemphigus sur Pistacia terebinthus L. Bull. bio. France-Belgique 1938 72 p. 494-507

VORMS-RAVILLARD (Mme A.). - Modifications anatomiques des gailles arrêtées dans leur développement. Thèse Paris 1935.

VUILLEMIN P. - Les tubercules radicaux des Légumineuses. Ann. de la Sc. agronomique 5^e année 1888 I p. 121-212

-----, - Sur des tumeurs ligneuses produites par une Ustilaginée chez les Eucalyptus. CR. Acad. Sc. 1894 118 p. 933-935.

-----, - Les tumeurs des plantes comparées aux tumeurs animales. Biologica 1913 3 p. 101-109.

-----, - Une hypothèse concernant le parasite du crown-gall. Rev. de phytopathologie 1913 (N° du 20 mai).

-----, - et LEGRAIN E. - Symbiose de l' Heterodera radiculicola avec les plantes cultivées au Sahara. CR. Acad. Sc. 1894 118 p. 549 - 551.

WEIDEL F. - Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipidengallen der Eiche. Flora 1911 102 p. 279-334

WHITE P.R. - Metastatic (graft) tumors of bacteria-free crown-gall on Vinca rosea. Amer. Journ. of Bot. 1945 32 p. 237-241

WHITE P.R. BRAUN A.C. - Crown-gall production by bacteria-free tumors tissues. Science 1941 94 p. 239-241

-----, - A cancerous neoplasm of plants; autonomus Bacteria free crown-gall tissue. Cancer res. 1942 2 p. 597-617

-----, - A cancerous neoplasm of plants produced by autonomus bacteria-free crown-gall tissue. Proc. Amer. Phil. Soc. 1943 86 p. 467-469.

WILDEMAN (E. de). - Sur les nodosités des racines du Clerodendron Bungei Steud. Bull. de la Soc. Belge de Microscopie 1893-94 20 p. 228 - 235.

WINGE O. - Zytologische untersuchungen über die natur malignen tumoren. I. - Crown-gall der Zuckerrübe. Zeitschr. f. Zellforsch. 1928 6 p. 397 423.

-----, - II. - Teerkazinome bei mausem. Zeitschr. fur. Zellforsch. 1930 10 p. 683-735

WIPE (Mlle L.). - Chromosome numbers in root nodules and root tips of certain Leguminosae. Bot. gaz. 1939 101 p. 51-67

-----, - COOPER D.C. - Somatic doubling of chromosomes and nodular infection in certain Leguminosae. Amer. Journ. Bot. 1940 27 p. 821-824.

ZWEIBAUM et MANGENOT G - Application à l'étude histochimique des Végétaux d'une méthode permettant la coloration vitale et post-vitale des graisses animales C R. Soc. Bio. 1923 89 (2) p. 540-542

DEUXIEME THESE

Propositions données par la Faculté

BIOLOGIE DES CYNIPIDES

Vu et approuvé

LYON, le 15 Avril 1951

Le Doyen de la Faculté des Sciences

R. DOUIN

Vu et

Permis d'imprimer

Le Recteur de l'Académie

de LYON : A. ALLIX

PLANCHE I

CECIDIE D'ERYOPHYES TILIAE sur TILIA SYLVESTRIS .

- fig 1.- Coupe longitudinale de la cécidie adulte (X 25)
a) cellule à mucilage; -b) épiderme général; -c) cavité gallaire
d) paroi gallaire; -e) poil; -f) faisceau libéro-ligneux; -
g) feuille normale.
- fig 2.- Détail de la paroi (X 150)
a) épiderme général; b) épiderme de la cavité gallaire avec poi.
c) lacune à mucilage; d) tissu nourricier
- fig 3.- Noyaux quiescents normaux du parenchyme palissadique. (X I.800)
fig 4.- Noyau quiescent dans l'épiderme interne de la cécidie (X I 800)
fig 5.- Noyaux quiescents dans le parenchyme de la paroi gallaire (X I.800)
fig 6.- a et b.- Noyaux dans poils gallaires (X I.800)
fig 7.- Chondriome dans l'épiderme interne (le noyau est dessiné dans
une cellule). (X 2.100)
fig 8.- Chondriome dans le parenchyme gallaire (X 2.100)
fig 9.- Chondriome dans le parenchyme gallaire : cellule avec amyloplas-
tes (X 2.100.)

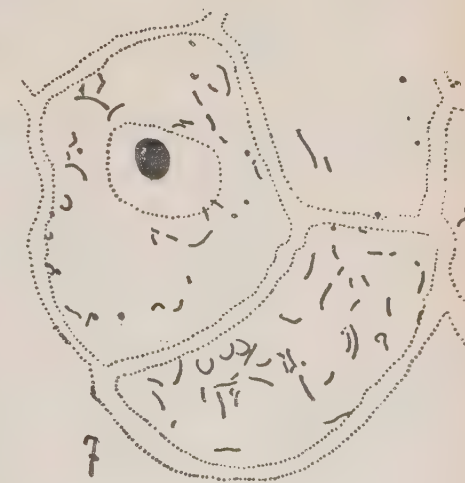
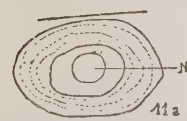
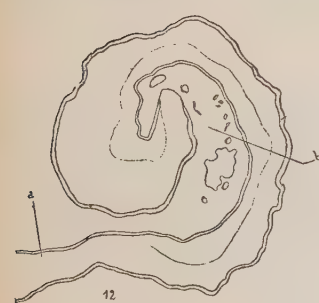
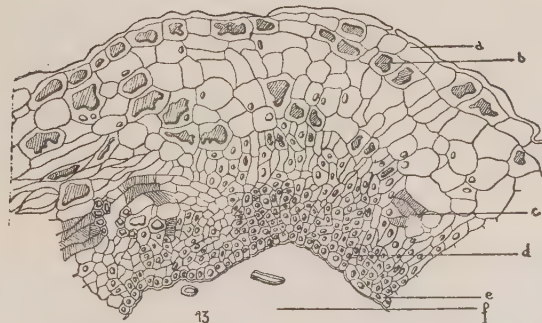
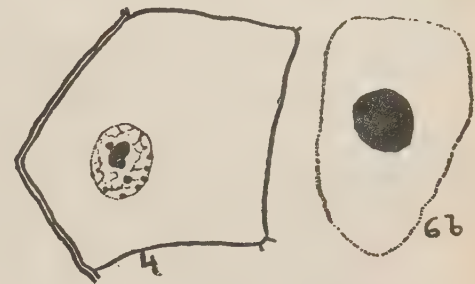
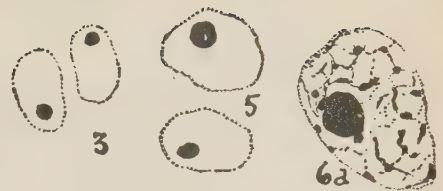
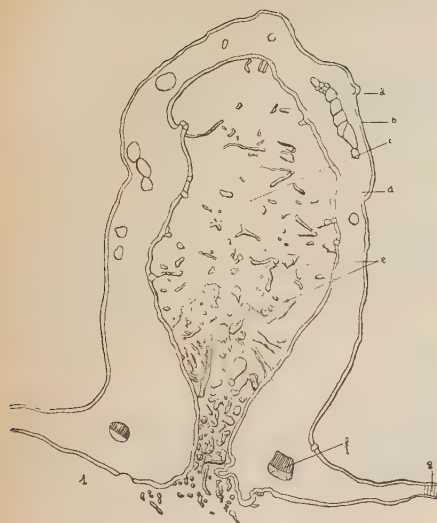
CECIDIE d'ERYOPHYES MACRORHYNCHUS sur ACER PSEUDO-PLATANUS

- fig 10.- Détail de la paroi gallaire : (X 150)
a) zone à grandes cellules b) zone à petites cellules
= tissu nourricier c) cavité gallaire
- fig 11.- Poil en coupe transversale (a) et en coupe longitudinale
(b) avec son noyau. (X 900)

CECIDIE d'ERYOPHYES sp. sur SALIX VIMINALIS

- fig 12.- Coupe longitudinale de la cécidie adulte (X 27) :
a) parenchyme palissadique de la feuille normale
b) cavité gallaire
- fig 13.- Détail de la paroi (X 150) :
a) épiderme général de la cécidie b) cellule avec tanin dans
la région à grandes cellules c) vaisseaux d) région à petites
cellules (tissu nourricier) avec leurs noyaux e) épiderme
de la cavité gallaire f) cavité gallaire
- fig 14.- Métaphase dans le tissu nourricier (X I.800).
fig 15.- Anaphase dans le tissu nourricier (X I.800).

PLANCHE I



CECIDIE du RHINOCOLA SPECIOSA sur POPULUS NIGRA

- fig 1.- Détail du limbe gallaire dans une cécidie jeune (X 1.500) :
a) épiderme externe de la cécidie b) épiderme de la cavité gallaire.
fig 2.- Détail du limbe gallaire dans une cécidie âgée (X 150) :
a) épiderme externe de la cécidie b) épiderme de la cavité gallaire.
fig 3.- Noyau quiescent dans le parasite (X 2.100).

CECIDIE de PEMPHIGUS SPIROTHECAE sur POPULUS NIGRA

- fig 4.- Aspects successifs de l'enroulement du pétiole.

CECIDIE de PEMPHIGUS PIRIFORMIS sur POPULUS NIGRA

- fig 5.- Coupe longitudinale de la cécidie (X 10) :
a) parasite b) cavité gallaire c) ostiole
Les deux cadres correspondent aux deux dessins de détail fig 6 et 7 ci-dessous.
fig 6.- Détail de la paroi : côté externe de la cécidie (X 150) :
a) épiderme externe de la cécidie
fig 7.- Détail de la paroi : côté cavité gallaire (X 150) :
b) épiderme de la cavité gallaire
Entre les figures 6 et 7 se placent les éléments conducteurs et le parenchyme central du pétiole.
fig 8.- Figures de mitose dans le tissu nourricier : A = fin d'Anaphase
M = métaphase (X 2.100).
fig 9.- Trois types de noyaux chez le parasite (9 a,b,c,) (X 2.100)

CECIDIE de PEMPHIGUS MARSUPIALIS sur POPULUS NIGRA

- fig 10.- Coupe générale de la cécidie (encadrée : la région dessinée en détail dans la figure 12) : a) parenchyme palissadique normal
b) faisceau libéro-ligneux c) zone à grandes cellules d) cavité gallaire e) le tissu nourricier (X 27).
fig 11.- Limbe normal (X 150) : a) épiderme supérieur b) parenchyme palissadique c) parenchyme lacuneux d) épiderme inférieur
fig 12.- Limbe gallaire (X 150) : lettres comme ci-dessus (d = épiderme de la cavité gallaire).
fig 13.- Figure de mitose dans le tissu nourricier : métaphase (X 2.100).
fig 14.- Noyaux : a) normal b) dans le tissu nourricier c) région à grandes cellules. (X 2.100)

CECIDIE de TETRANEURA ULMI sur ULMUS CAMPESTRIS

- fig 15.- Coupe longitudinale de la cécidie (X 7) : a) parenchyme palissadique de la feuille normale b) pédicule c) cavité gallaire
d) paroi gallaire (le cadre correspond au dessin de détail fig 16)
fig 16.- Détail de la paroi (X 150) : a) épiderme externe de la cécidie
b) parenchyme à grandes cellules c) tissu nourricier d) épiderme de la cavité gallaire.
fig 17.- noyau quiescent normal (X 2.100)
fig 18 a et b.- Noyaux quiescents du tissu nourricier (X 2.100).
fig 19 a et b.- Noyaux quiescents dans grandes cellules externes (X 2.100)
fig 20.- Anaphase (X 2.100).
fig 21.- Métaphase (X 2.100).
fig 22.- Métaphase (X 2.100).
fig 23.- Prophase (X 2.100).

PLANCHE II

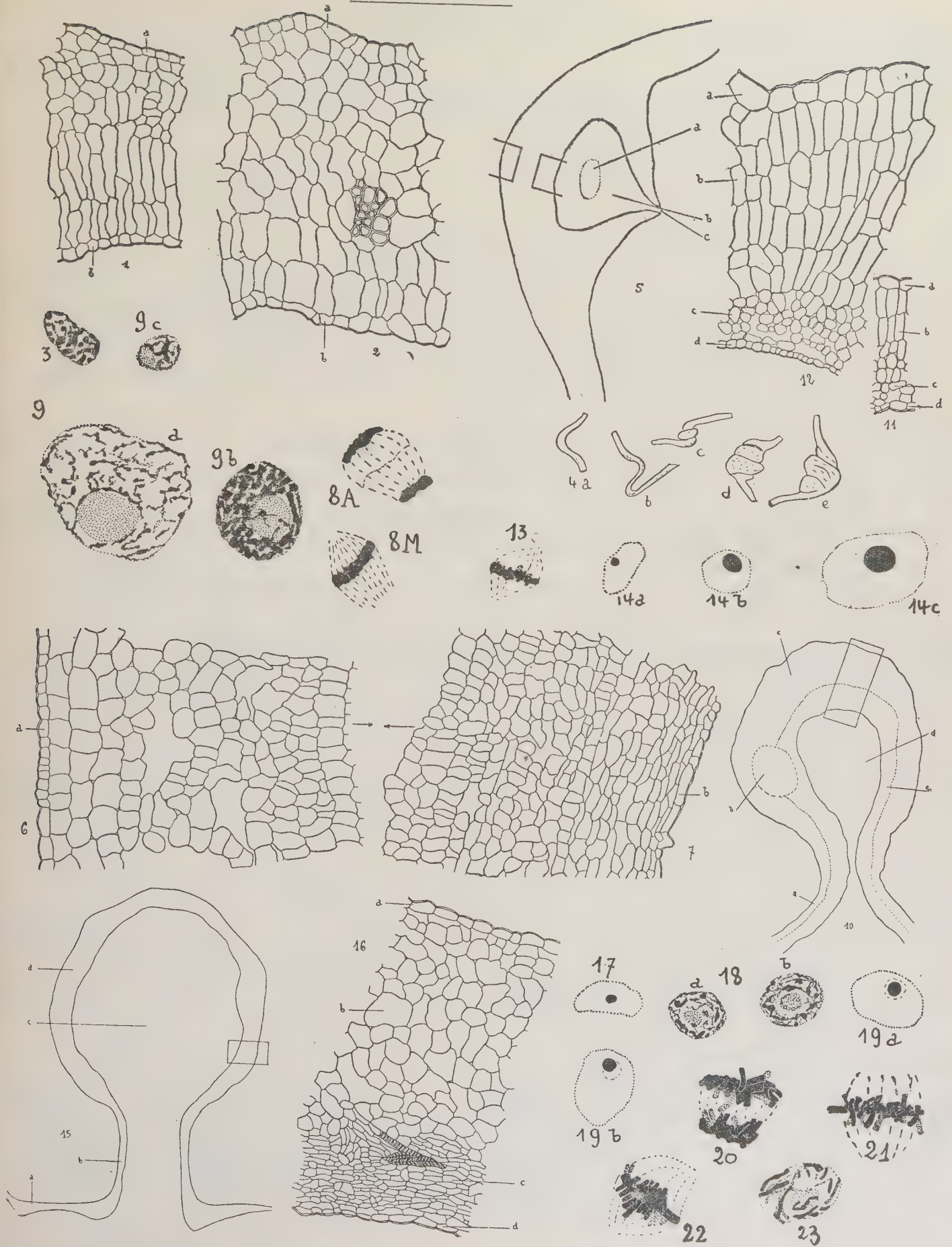


PLANCHE III

CECIDIE de CRYPTOSIPHUM ARTEMISIAE sur ARTEMISIA VULGARIS

- fig 1.- Coupe de la cécidie (X 27) : a) côté parenchyme lacuneux b) côté parenchyme palissadique c) cavité gallaire d) coude correspondant au dessin de détail fig 5 ci-dessous e) coude correspondant au dessin de détail fig 4 ci-dessous. f) coude correspondant au dessin de détail fig 6 ci-dessous.
- fig 2.- Limbe normal : a) épiderme supérieur b) parenchyme palissadique c) parenchyme lacuneux d) épiderme inférieur (X 150)
- fig 3.- Limbe gallaire dans " ligne droite " : a) épiderme externe de la cécidie b) parenchyme palissadique c) parenchyme lacuneux d) épiderme de la cavité gallaire (X 150)
- fig 4.- Courbe avec parenchyme homogène : a) épiderme externe b) parenchyme homogène c) épiderme de la cavité gallaire (X 150)
- fig 5.- Courbe avec parenchyme palissadique conservé : a) épiderme externe b) parenchyme palissadique c) parenchyme lacuneux d) épiderme de la cavité gallaire (X 150)
- fig 6.- Courbe avec parenchyme palissadique placé à l'extérieur : mêmes légendes que ci-dessus (X 150)

CECIDIE de MYZUS OXYACANTHAE sur CRATAEGUS OXYACANTHA

- fig 7 - Coupe de la cécidie : a) côté parenchyme palissadique b) cavité gallaire. (X 10)
- fig 8.- Détail d'un mamelon : a) épiderme externe de la cécidie b) région correspondant au parenchyme palissadique c) épiderme de la cavité gallaire (X 150)
- fig 9.- Limbe normal : a) épiderme supérieur b) parenchyme palissadique c) parenchyme lacuneux d) épiderme inférieur (X 150)

CECIDIE d'ASTEROLEUCANIUM MASSALONGOIANUM sur HEDERA HELIX

- fig 10.- L'écorce et le parenchyme central dans le pétiole normal (les deux parties sont en réalité séparées par la zone des faisceaux conducteurs) a) épiderme b) collenchyme c) écorce d) canal sécréteur e) parenchyme central du pétiole (X 200)
- fig 11.- Coupe transversale de la cécidie peu avant la zone hyperplasiée où se situe le parasite : a) canal sécréteur b) éléments lignifiés c) liber restant dans le faisceau libéro-ligneux voisin du parasite d) écorce e) bois f) liber g) fibres du faisceau conducteur h) parenchyme central (X 90)
- fig 12.- Cellules corticales hypertrophiées dans la cécidie (comparer avec fig 10) : a) épiderme b) cellules corticales (X 200)
- fig 13.- Cellules du parenchyme central de la cécidie fortement hypertrophiées à hauteur du parasite (comparer avec fig 10) : a) cellules faiblement lignifiées à la base du faisceau libéro-ligneux b) cellules parenchymateuses (X 200)
- fig 14.- Un des éléments lignifiés néoformés au voisinage de la zone hyperplasiée (X 300)
- fig 15.- Hyperplasie au contact du parasite : a) zone hyperplasiée b) épiderme (X 200)
- fig 16.- Noyaux du parenchyme cortical : a) normal b) gallaire (X 1375)
- fig 17.- Noyaux du parenchyme central : a) normal b) gallaire (X 1375)
- fig 18.- Coupe de pétiole normal : a) sillon médian b) canal sécréteur c) liber et d) bois du faisceau libéro-ligneux e) parenchyme central (dessin de quelques cellules) f) épiderme g) collenchyme h) parenchyme cortical

PLANCHE III

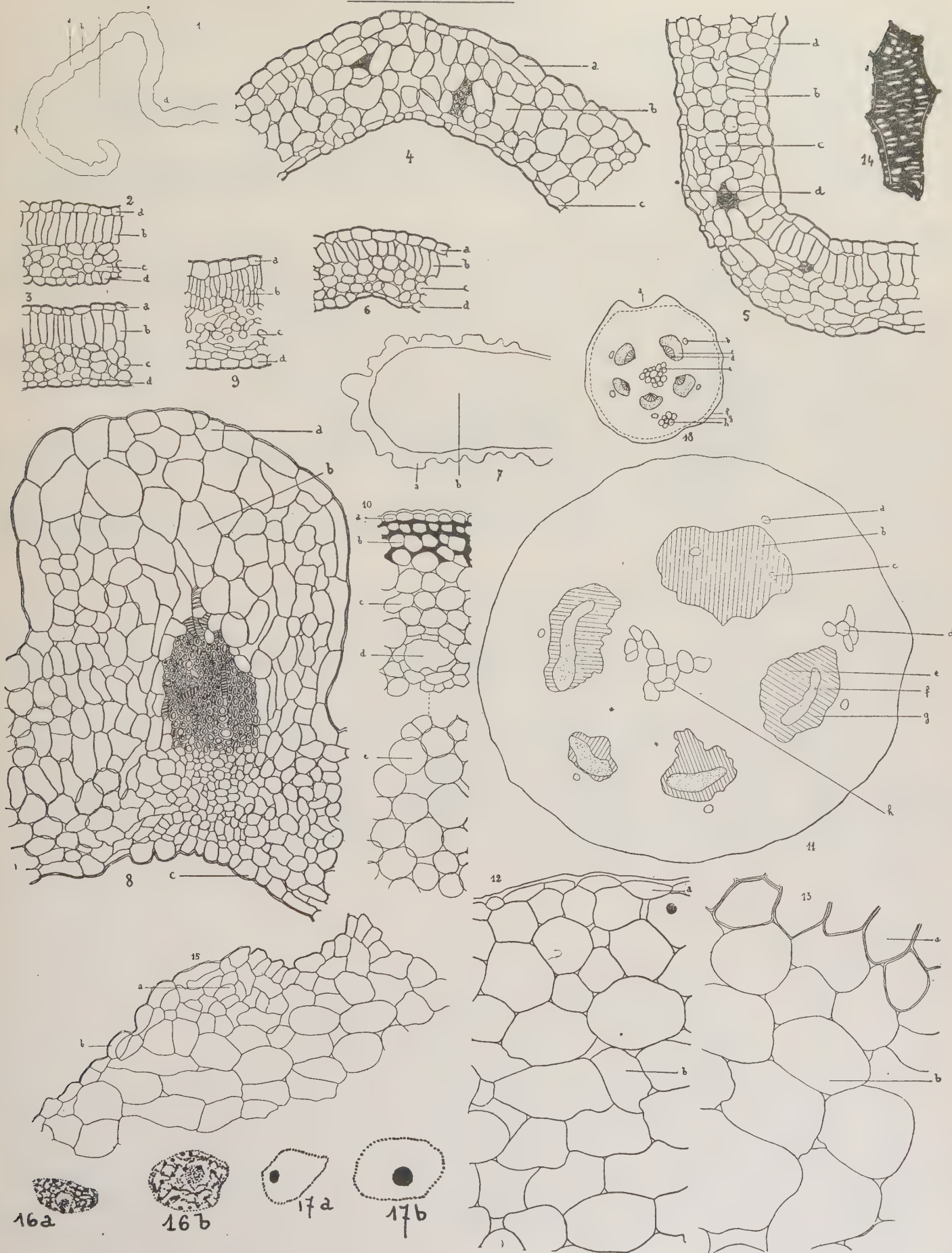


PLANCHE IV

CECIDIE de PERRISIA AFFINIS sur VIOLA sp.

- fig 1.- Coupe générale de la cécidie : a) parenchyme palissadique de la feuille normale b) parenchyme gallaire c) poil tecteur d) cavité gallaire e) cellules épidermiques (X 27)
- fig 2.- Détail de la feuille normale : a) épiderme supérieur b) parenchyme palissadique c) parenchyme lacuneux d) épiderme inférieur (X 150)
- fig 3.- Poil tecteur (X 150)
- fig 4.- Détail de la paroi gallaire : a) épiderme externe de la cécidie b) parenchyme à grandes cellules c) tissu nourricier d) épiderme de la cavité gallaire e) poil en coupe transversale (X 150)
- fig 5.- a et b.- Noyaux quiescents normaux (X 2.100)
- fig 6.- a et b.- Noyaux quiescents dans le tissu nourricier (X 2 100)
- fig 7.- Noyau quiescent dans la zone moyenne de la paroi gallaire (X 2100)
- fig 8.- a et b.- Deux noyaux quiescents dans les grandes cellules de la paroi gallaire (zone externe) (X 2.100)
- fig 9.- Noyau quiescent dans poil tecteur normal (X 2.100)
- fig 10 a et b.- Noyau quiescent dans poil tecteur gallaire (X 2 100)
- fig 11.- Autre noyau quiescent dans poil tecteur gallaire : bandes chromosomiques visibles (X 2.100)
- fig 12.- Trois figures de mitose dans le tissu nourricier : A = anaphase T = télophase PT = noyaux reconstitués encore en position télophasique (X 2.100)

CECIDIE de PERRISIA URTICAE sur URTICA DIOICA

- fig 13.- Limbe normal : a) épiderme supérieur b) parenchyme palissadique c) parenchyme lacuneux d) épiderme inférieur e) poil tecteur (X 150)
- fig 14.- Paroi gallaire : a) épiderme externe b) parenchyme à grandes cellules c) zone conductrice d) tissu nourricier e) épiderme de la cavité gallaire (X 150)
- fig 15.- Base d'un poil sécréteur normal (poil urticant) (X 150)
- fig 16.- Base d'un poil sécréteur gallaire (poil urticant) (X 150)
- fig 17.- Poil tecteur normal (X 150)
- fig 18.- Poil tecteur gallaire (base de ce dernier) (X 150)

PLANCHE IV

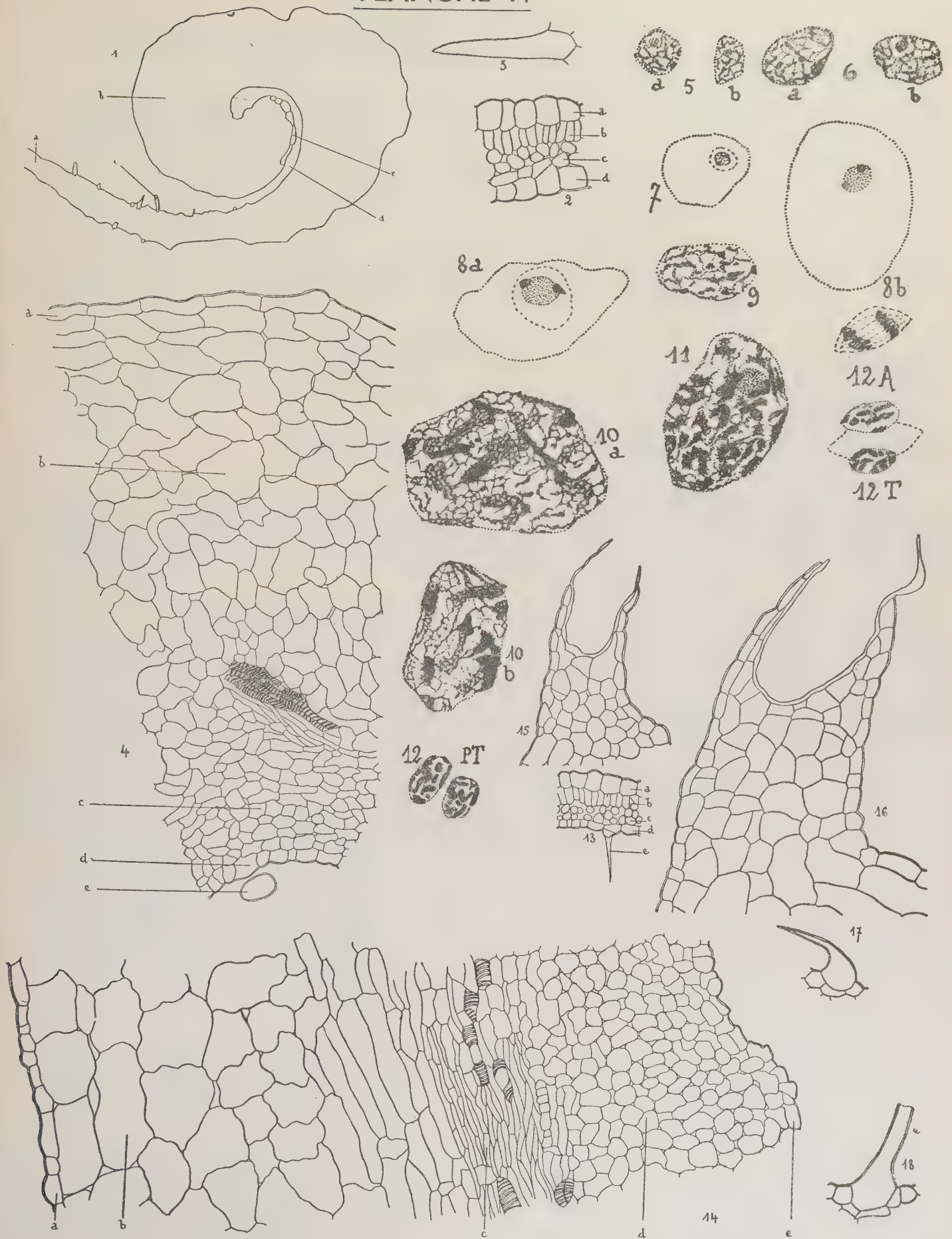


PLANCHE V

CECIDIE de PERRISIA URTICAE sur URTICA DIOICA (suite) (X.2100)

- fig 1 a et b .- Noyaux quiescents normaux
fig 2 a et b .- Noyaux quiescents dans le tissu nourricier
fig 3 a b et c .- Noyaux quiescents dans la zone externe à grandes cellules.
fig 4 a b et c .- Ces trois dessins appartiennent au même noyau du poil urticant normal.
fig 5 a b c et d .- Ces quatre dessins appartiennent au même noyau d'un poil urticant gallaire.
fig 6 .- Figures de mitose dans le tissu nourricier : a) prophase b) métaphase c) télophase d) fin d'anaphase e) télophase en cours.

CECIDIE de PERRISIA LYCHNIDIS sur LYCHNIS DIOICA (X 2.100)

- fig 7 a et b .- Deux noyaux quiescents dans des poils tecteurs.

CECIDIE de PERRISIA FRAXINI sur FRAXINUS EXCELSIOR

- fig 8.- Noyau quiescent normal (X 2.100)
fig 9 et 10 .- Noyaux quiescents dans les gaines lignifiées (X 2.100)
fig 11.- Noyau quiescent dans le parenchyme intermédiaire (X. 2.100)
fig 12 a b et c .- Ces trois noyaux sont situés l'un au dessous de l'autre dans le tissu nourricier (en dehors de l'épiderme) (X 2.100)
fig 13.- Noyau quiescent dans une cellule épidermique de la cavité gallaire à l'entrée de celle-ci (X. 2.100)
fig 14.- Noyau quiescent dans une cellule épidermique de la région moyenne de la cavité gallaire (placé en dessous des noyaux de la figure 12)(X 2.100)
fig 15.- Coupe longitudinale de la cécidie : a) parenchyme lacuneux b) parenchyme palissadique c) gaines lignifiées néoformées d) parenchyme intermédiaire e) arc de fibres f) liber g) bois (e,f,et g, plus une assise génératrice formant le faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane de la feuille) h) tissu nourricier i) cavité gallaire j) paroi de la cécidie k) fente d'ouverture (X 27)

PLANCHE V

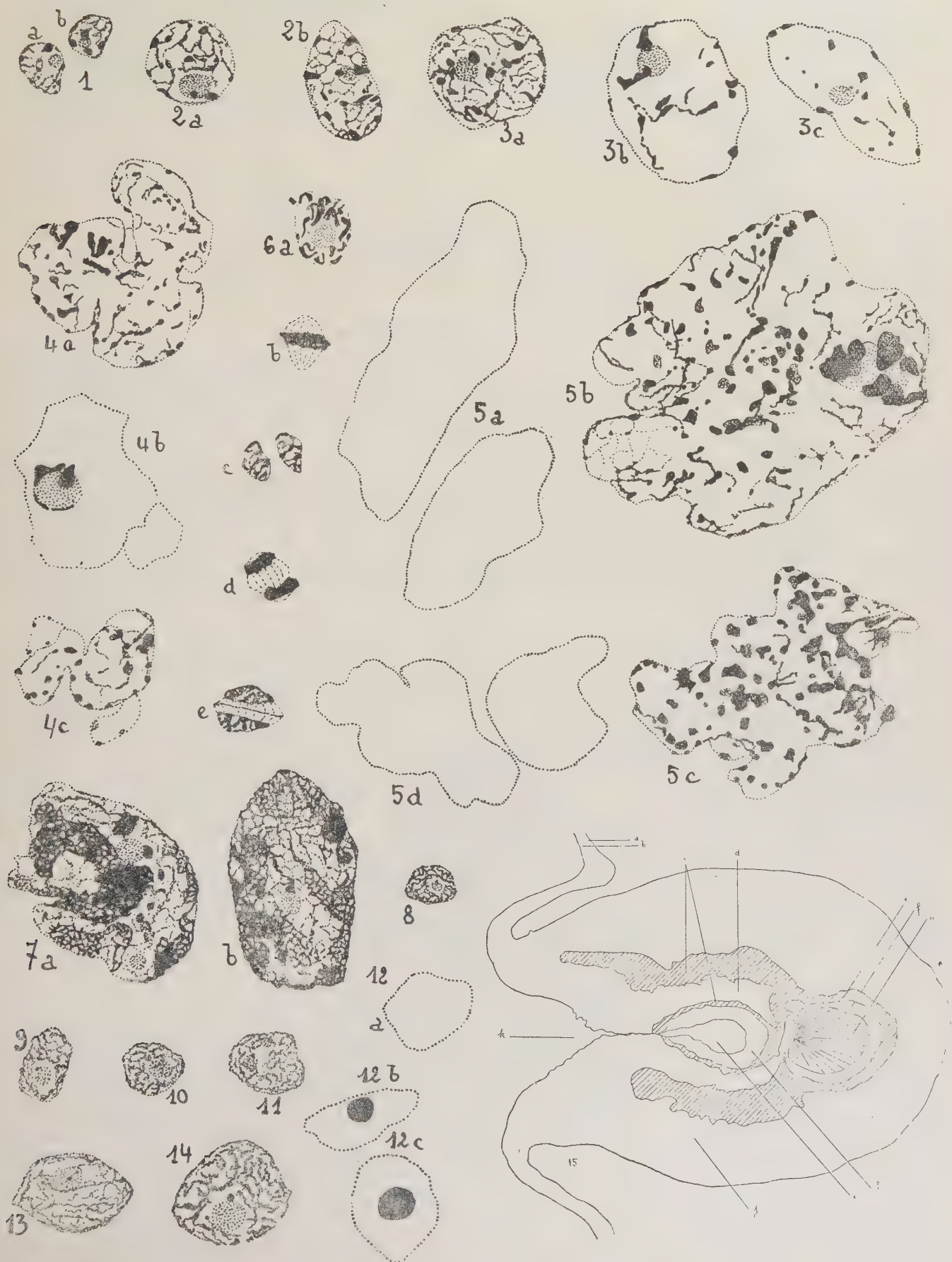


PLANCHE VI

CECIDIE de PERRISIA FRAXINI sur FRAXINUS EXCELSIOR (suite) (X 150)

- fig 1.- Détail de la région centrale de la cécidie : a) gaine lignifiée externe b) parenchyme intermédiaire c) gaine lignifiée interne d) tissu nourricier e) épiderme f) cavité gallaire
fig 2.- Les cellules lignifiées de la fente d'ouverture au voisinage de la cavité gallaire .

CECIDIE de PUTONIELLA MARSUPIALIS sur PRUNUS SPINOSA (X 2.100)

- fig 4.- Noyau normal du parenchyme palissadique
fig 5.- Noyau quiescent du tissu nourricier
fig 6 et 7 .- Noyaux quiescents du parenchyme à grandes cellules,

CECIDIE de MAYETIOLA POAE sur POA NEMORALIS

- fig 8.- Coupe transversale de la cécidie à un niveau où les poils ne sont pas encore entièrement formés : a) épiderme en voie d'exfoliation b) poil en formation c) bouclier lignifié d) parenchyme cortical e) faisceau libéro ligneux f) parenchyme médullaire (X 100)
fig 9.- Poil à son début, l'épiderme se déchire : a) épiderme en voie d'exfoliation b) corps du poil (on a représenté quelques noyaux) c) faisceau libéro-ligneux de la tige (X 475)
fig 10.- Poil à un stade plus avancé que celui de la figure 9: a) cellules du parenchyme cortical et de l'épiderme abimées b) épiderme du poil c) le cylindre central en train de s'organiser (X 475)
fig 11.- Insertion du poil sur la tige et le bouclier lignifié : a) vaisseau du poil b) bouclier lignifié (X 475)
fig 12.- Coupe transversale d'un poil : a) épiderme b) écorce c et d) deux faisceaux vasculaires e) pôle ligneux (X 315)
fig 13.- Cellules de la moelle dans la région parasitée en coupe longitudinale: comparer avec la figure 14 (X 315)
fig 14.- Cellules de la moelle normale en coupe longitudinale (X 315)
fig 15.- Les cellules au voisinage du parasite : a) cellules de la moelle b) éléments conducteurs c) tissu nourricier : d) épiderme placé au contact du parasite (X 475)
fig 16.- Noyau quiescent dans la moelle normale (X 1.375)
fig 17.- Noyau quiescent hypertrophié dans la moelle gallaire (X 1375)
fig 18.- Noyau quiescent hypertrophié dans la moelle gallaire (X 1375)
fig 19.- Fin d'anaphase dans le poil (X 1375)

PLANCHE VI

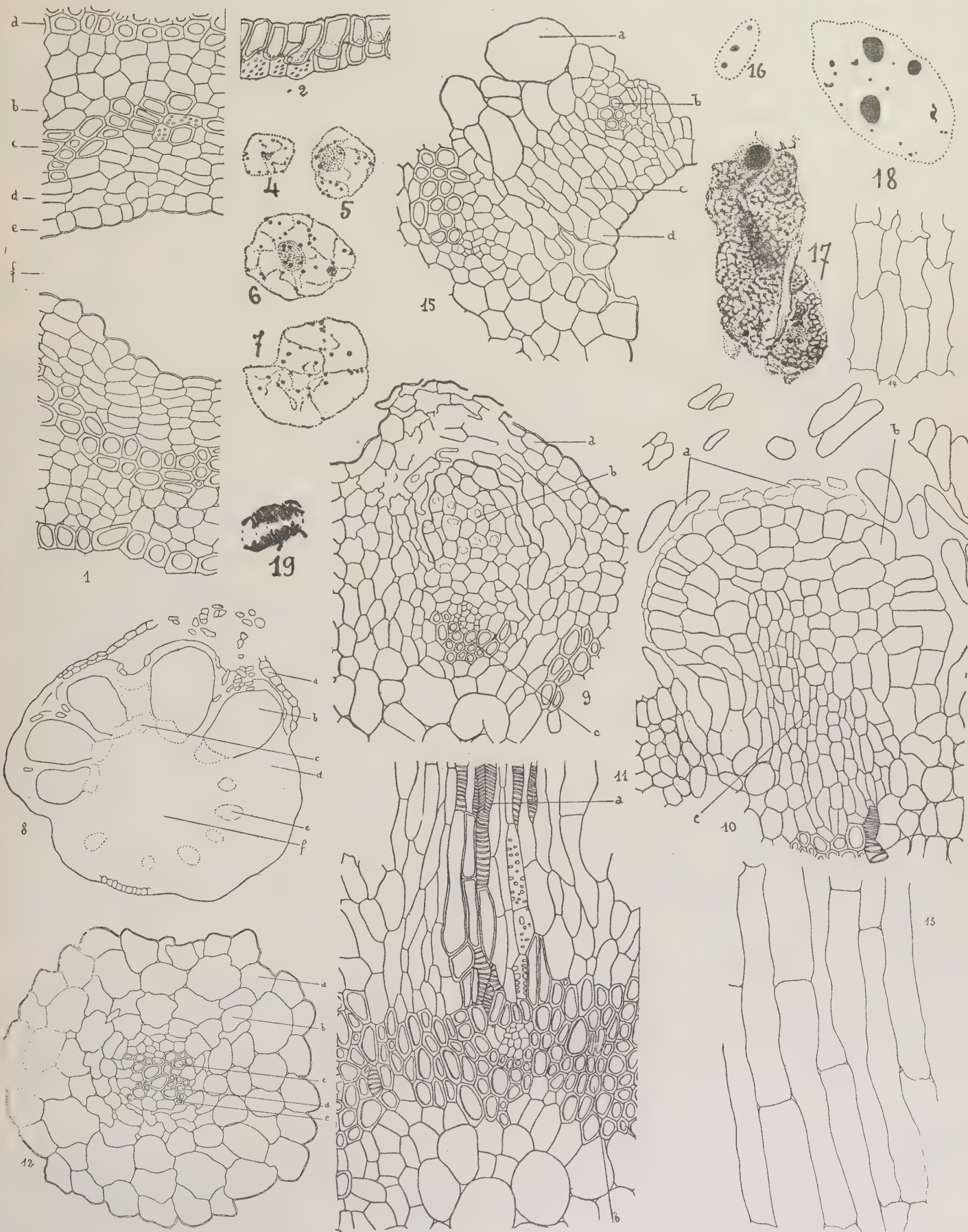


PLANCHE VII

CECIDIE d'OLIGOTROPHUS REAUMURIANUS sur TILIA sp

- fig 1.- Coupe longitudinale de la cécidie encore jeune : a) parenchyme palissadique b) parenchyme lacuneux c) parenchyme à longues cellules = région périphérique d) zone à petites cellules e) cellules engendrées vers le haut par la zone génératrice f) zone génératrice g) tissu nourricier h) parasite i) cavité gallaire j) zone à grandes cellules sous la cavité gallaire (X 17)
- fig 2.- Limbe de la feuille normale : a) épiderme supérieur b) parenchyme palissadique c) parenchyme lacuneux d) épiderme inférieur (X 150)
- fig 3 - Région périphérique à longues cellules : a) épiderme gallaire b) zone intermédiaire entre le limbe normal et la région périphérique (X 150)
- fig 4 - La zone génératrice au-dessus de la cavité gallaire dans la galle jeune : a) la zone génératrice. La flèche indique la direction de la cavité gallaire (X 300)
- fig 5.- Détail de la région centrale à hauteur de la cavité larvaire (correspond au cadre dessiné à gauche de la cavité larvaire fig. I) : a) zone à petites cellules a') zone limite du futur tissu nourricier b) tissu d'enveloppement = tissu nourricier en formation c) tissu nourricier au moment de la fixation de la cécidie d) cavité gallaire e) parasite (X 300)
La flèche indique la direction du bas de la cécidie
- fig 6.- Détail de la zone de séparation entre région centrale et région périphérique dans la cécidie âgée (correspond au cadre dessiné dans la figure 7) : a) zone génératrice b) gaine sclérifiée à grandes cellules avec canalicules c) gaine sclérifiée à petites cellules d) cellules lignifiées à la limite externe du tissu nourricier e) tissu nourricier - La flèche indique la zone de séparation b) et c) correspondent à la région désignée par a et aux assises voisines dans la figure 5 (X 200)
- fig 7.- Coupe longitudinale dans la galle âgée, au moment de la séparation de la région interne : a) ligne de séparation b) parenchyme à grandes cellules vides c) parenchyme lacuneux normal d) parenchyme palissadique normal e) zone génératrice f) gaine lignifiée g) région périphérique h) restes du tissu nourricier i) cavité parasitaire j) parasite k= canal (voir le texte) (X 17)
- fig 8.- L'ouverture de la cavité gallaire vers l'extérieur : a) cellules subérifiées - La flèche indique le canal (X 200)
- fig 9. a b c - Noyaux dans le tissu nourricier en dégénérescence d'une galle avant le départ du " cocon interne " . (X 1375)

CECIDIE D'OLIGOTROPHUS CAPREAE sur SALIX CINEREA

- fig 10 - Vue d'ensemble de la cécidie (réduite à sa partie centrale) (X 45) a) région périphérique b) coque lignifiée c) éléments conducteurs néoformés d) tissu nourricier et région centrale e) parasite dans sa cavité f) continuité de la coque lignifiée avec les éléments conducteurs . La flèche indique l'emplacement de l'ouverture du canal qui rejoint la cavité gallaire

CECIDIE d'OLIGOTROPHUS SOLMSII sur VIBURNUM LANTANA

- fig 11.- Détail de la paroi gallaire : a) épiderme supérieur ou externe b) parenchyme palissadique c) parenchyme à cellules arrondies d) cavité gallaire e) paroi inférieure de la cécidie f) épiderme inférieur (X 200)

PLANCHE VII

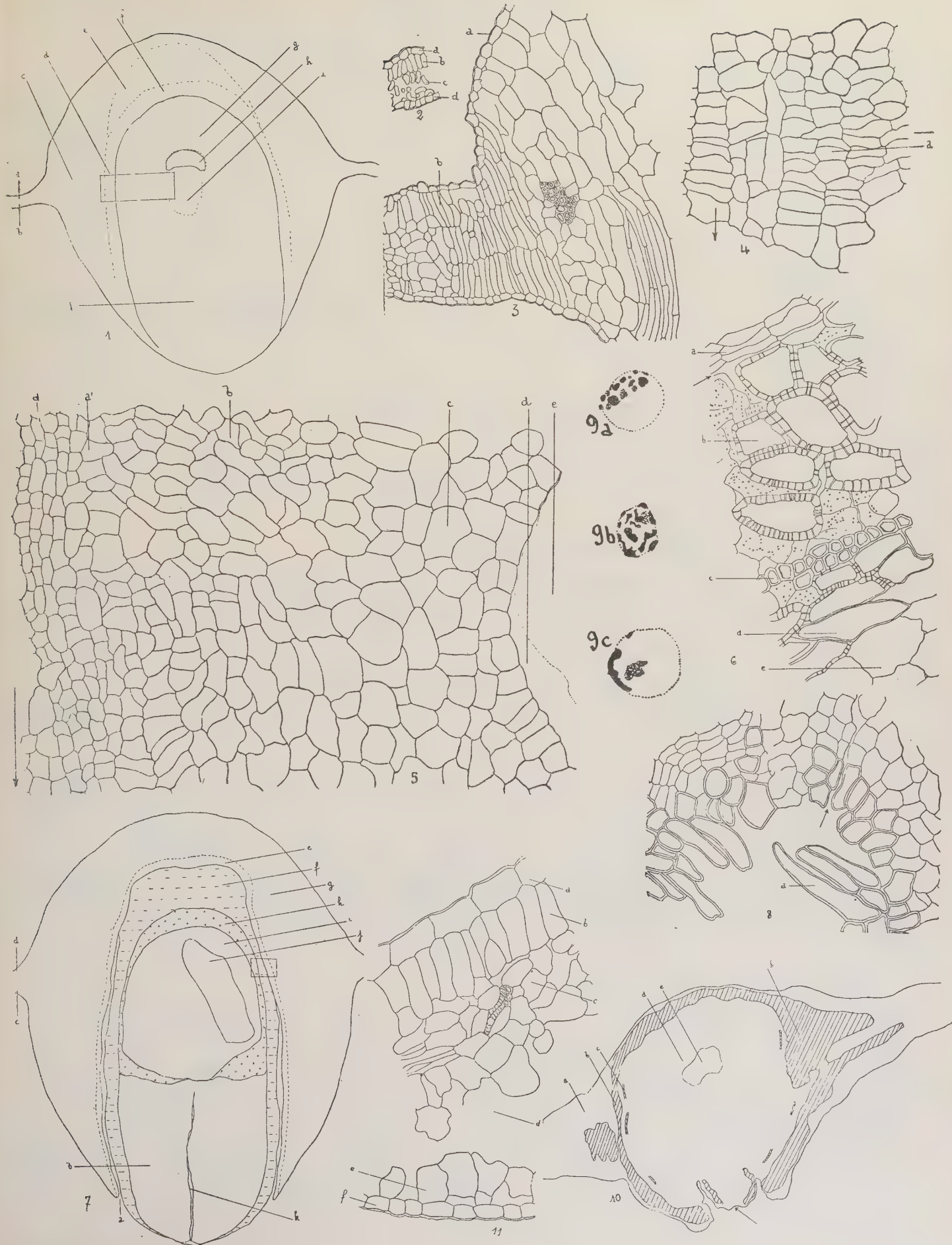


PLANCHE VIII

CECIDIE de PONTANIA PROXIMA sur SALIX VIMINALIS

- fig 1.- Coupe de la cécidie : a) zone à cellules rondes b) zone à cellules rondes avec tanin c) tissu nourricier d) cavité gallaire e) parenchyme palissadique de la feuille normale f) parenchyme lacuneux de la feuille normale g) zone à cellules allongées (X 10)
- fig 2.- Détail de la paroi gallaire : (correspond aux cadres dessinés sur la figure 1) : 2 A partie supérieure de la cécidie : a) épiderme supérieur b) cellules rondes sans tanin c) zone à tanin (X 150)
- 2B : partie inférieure de la cécidie (sous la cavité gallaire) : d) tissu nourricier e) cellules allongées. (X 150)
- fig 3 a b c - Trois noyaux quiescents du tissu nourricier (X 2.100)

CECIDIE de PONTANIA SALICIS sur SALIX CINEREA

- fig 4 - Coupe générale de la cécidie : a) parenchyme palissadique normal b) faisceau libéro-ligneux c) paroi gallaire d) cavité gallaire (X 8)

CECIDIE de RHODITES ROASE sur ROSA CANINA

- fig 5.- Coupe de la cécidie : a) poils de la cécidie (il n'en a été dessiné qu'une partie) b) loges gallaires c) section de la tige passant à ce niveau de la galle pétiolaire
- fig 6.- Poil de la cécidie (X 3)
- fig 7.- a) coupe transversale d'un poil -7 b) coupe longitudinale d'un poil a) éléments conducteurs (X 100)
- fig 8 - Vue d'ensemble de la loge gallaire : a) zone cambiale b) cellules nourricières en bordure c) parasite d) cavité gallaire (X 150)
- fig 9.- Noyaux quiescents dans la loge gallaire : les lettres indiquent leur position par rapport au parasite, étant entendu que la lettre a correspond au plus éloigné et la lettre g au plus rapproché (X 2.100)
- fig 10.- Figures de mitose dans la loge gallaire : a) métaphase b) prophase (X 2.100)
- fig 11.- Formations particulières des cellules du tissu nourricier, placées au voisinage de la tête du parasite a) nucléole (X 2.100)
- fig 12.- - idem; -
- fig 13 a et b. - Noyaux du parasite : n) nucléoles (X.2100)

PLANCHE VIII

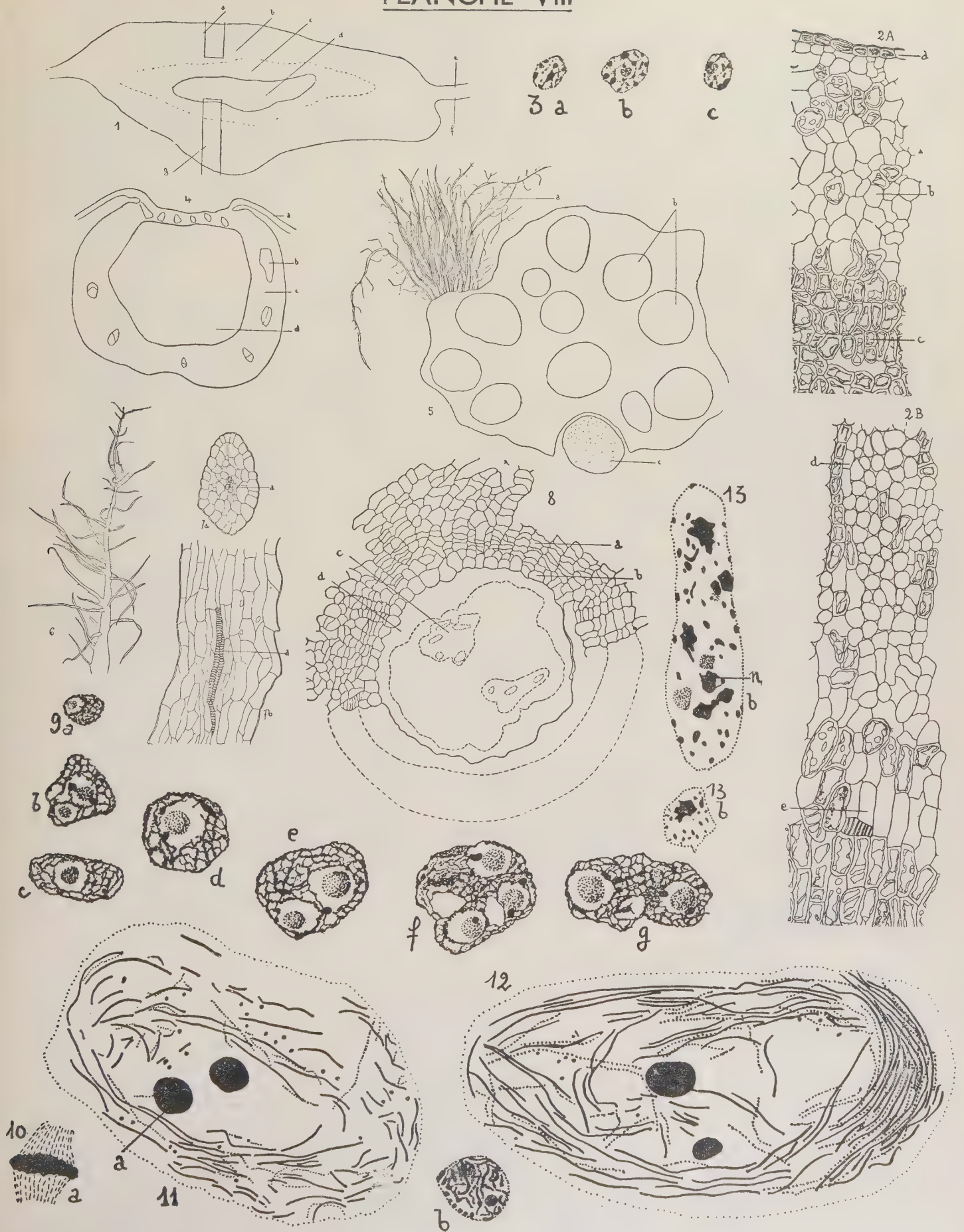


PLANCHE IX

CECIDIE de RHODITES SPINOSISSIMAE sur ROSA CANINA (X 2.100)

- fig 1. - Noyau normal
fig 2. - Noyaux quiescents de la loge gallaire : les lettres sont fonction de l'emplacement du noyau par rapport au parasite, étant entendu que la lettre a est en bordure de la cavité gallaire et la lettre c la plus éloignée.
2ap : noyau pycnotique
2d : noyau des parenchymes voisins de la loge

CECIDIE de DIASTROPHUS RUBI sur RUBEUS COESII

- fig 3. - Vue d'ensemble de la cécidie (fragment) (X 7) : a) région corticale b) loge gallaire c) cavité gallaire d) région médullaire e) tige
fig 4. - Détail de la paroi gallaire (de l'épiderme à la cavité gallaire d'une loge) : a) épiderme b) parenchyme cortical c) gaine lignifiée à parois minces ; d) gaine lignifiée à parois épaisses e) tissu nourricier f) cavité gallaire (X 150)
fig 5 - noyaux en bordure de la cavité gallaire : a b c d sont des coupes successives d'un même noyau placé dans une cellule nourricière en bordure de la cavité gallaire n) nucléole (X 2 100)
fig 6 - Une coupe d'un autre noyau analogue à celui de la figure 5 (X 2.100)
fig 7. - Noyau à mi-hauteur du tissu nourricier (X 2 100)
fig 8. - Noyau du tissu nourricier en bordure de la gaine lignifiée (X 2.100)
fig 9. - Chondriome dans une cellule nourricière n) nucléoles (X 1 050)
fig 10 - a b c - Noyaux dans le parasite : le noyau c paraît creusé d'une vacuole qui peut en réalité n'être qu'une simple dépression du noyau (X 2.100)

PLANCHE IX

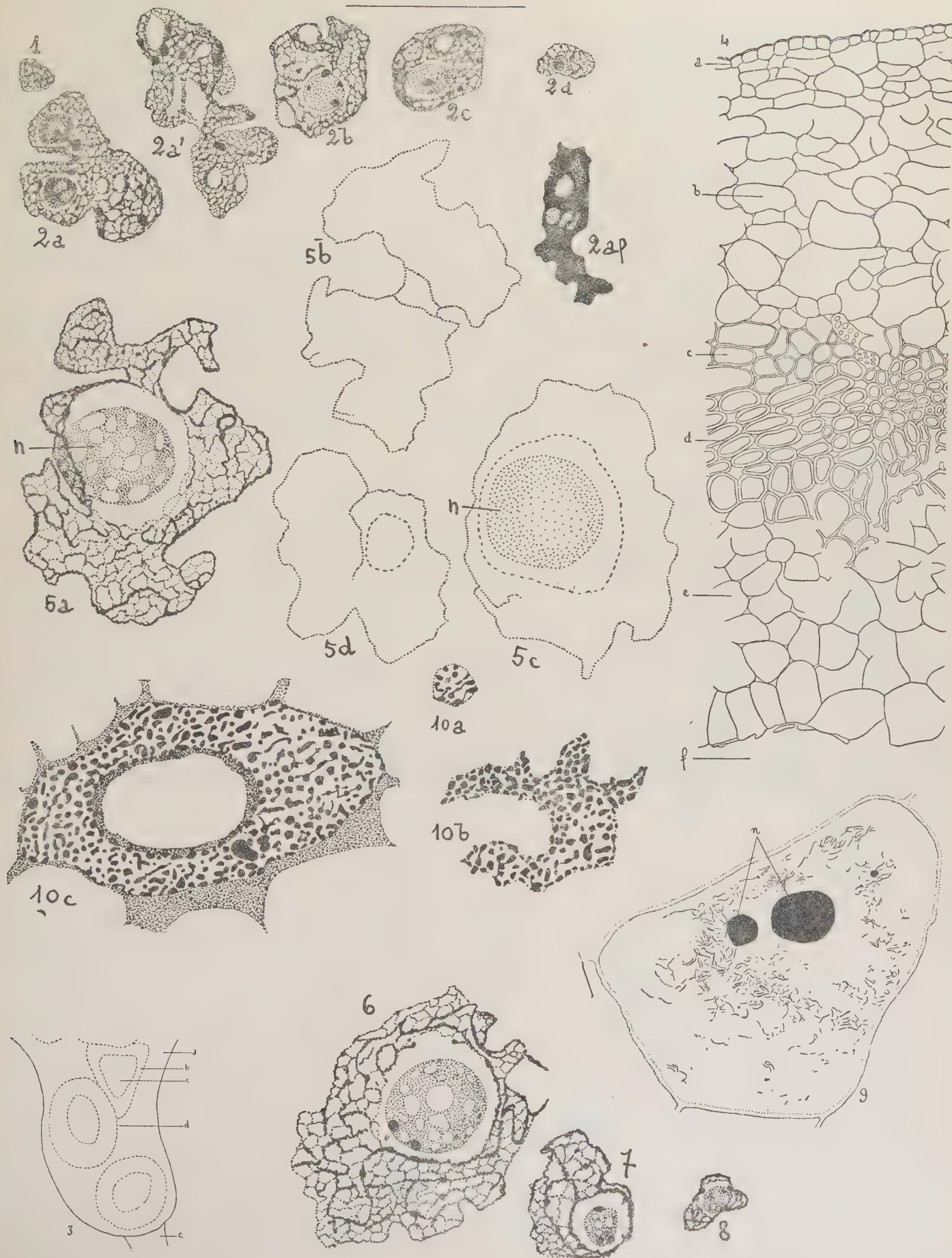


PLANCHE X

CECIDIE d'AULAX GLECHOMAE sur GLECHOMA HEDERACEA

- fig I.- Vue d'ensemble de la cécidie : galles âgées associées; a) feuille normale b) cortex c) gaine conductrice d) médulle e) faisceau conducteur f) épiderme g) tissu nourricier h) cavité larvaire (X 3)
- fig I a - Limbe normal : a) épiderme supérieur b) parenchyme palissadique c) parenchyme lacuneux d) épiderme inférieur (X 200)
- fig 2.- Poils tecteurs : a) gallaire b) de la feuille normale (X 200)
- fig 3.- Poil sécréteur normal (X 200)
- fig 4.- Détail de la cécidie jeune (de l'épiderme à la gaine conductrice) : a) épiderme b) cortex c) région conductrice (X 200)
- fig 5.- Poil sécréteur gallaire (X 200)
- fig 6.- La médulle dans la cécidie jeune : a) gaine conductrice b) cellules de la médulle - La flèche indique la direction du tissu nourricier . (X 200)
- fig 7.- Le tissu nourricier dans une cécidie jeune : a) tissu nourricier b) cavité gallaire (X 200)
- fig 8.- Cécidie âgée : épiderme et cortex (comparer avec fig 4) : a) épiderme b) cortex (X 200)
- fig 9.- Cécidie âgée : la médulle (comparer avec la fig 6.) - La flèche indique la direction du tissu nourricier (X 200)
- fig 10.- Cécidie âgée : le tissu nourricier a) tissu nourricier b) cavité gallaire (comparer avec le fig. 7) (X 200)
- fig II a b. - Noyaux quiescents de la feuille normale (X 1375)
- fig 12.- a) noyau quiescent de la médulle : - b) noyau quiescent du cortex (X 1375)
- fig 13.- Noyau quiescent à quelque distance de la cavité gallaire dans le tissu nourricier (X 1375)
- fig 14 a b. - Prophases dans le tissu nourricier (X 1375)
- fig 15 a b - Deux noyaux en bordure de la cavité gallaire, stade ultime de déchromatinisation (X 1375)
- fig 16.- Noyau dans galle âgée : a et b médulle (X 1375)
- fig 17.- Noyau dans galle âgée : dans cortex (X 1375)
- fig 18.- Noyau dans galle âgée : a et b dans tissu nourricier (X 1375)

PLANCHE X

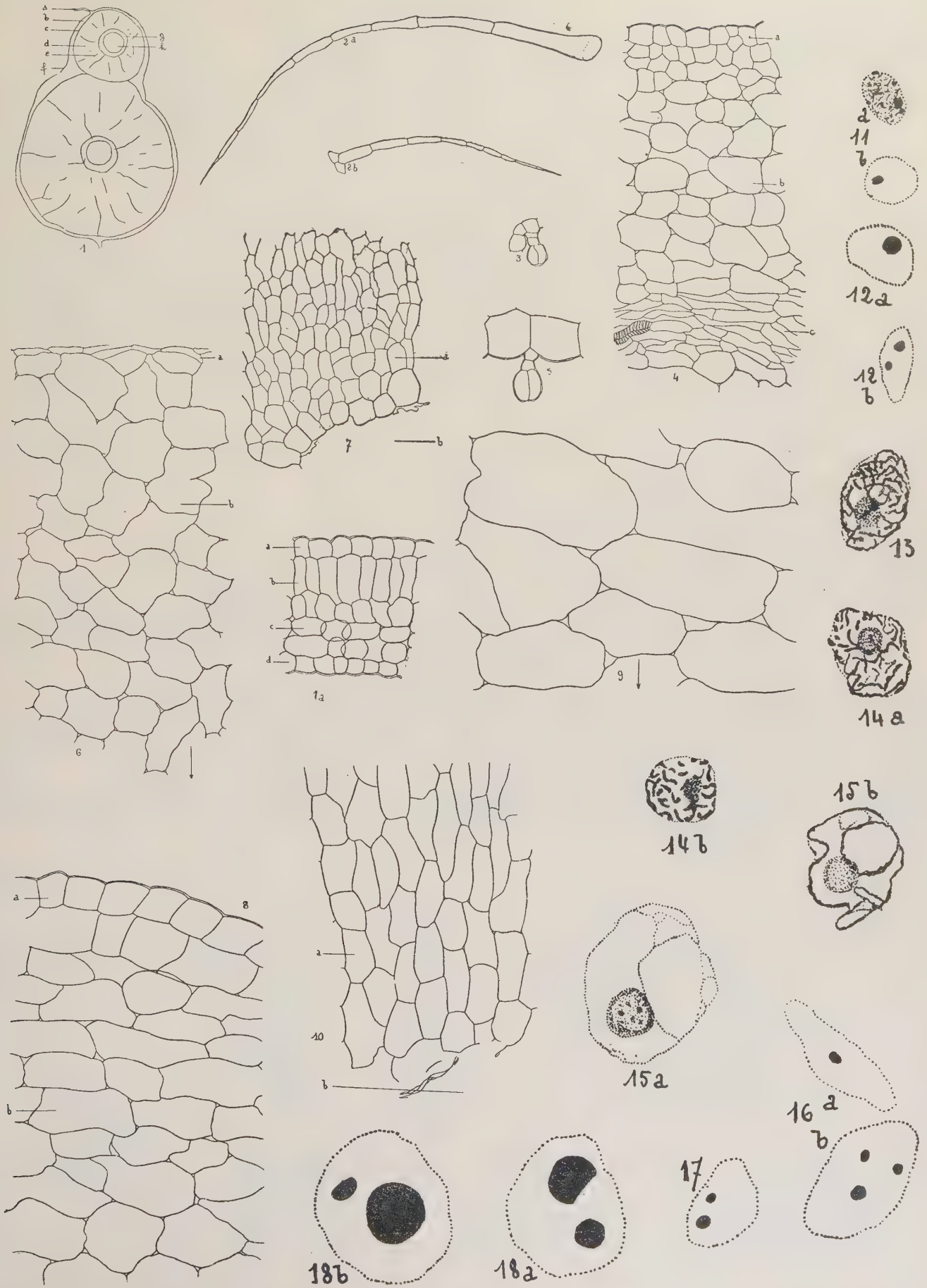


PLANCHE XI

CECIDIE d'ANDRICUS CURVATOR sur QUERCUS ROBUR

- fig 1.- Vue d'ensemble de la cécidie (X 10) : a) paroi de la cécidie
b) gaine lignifiée externe c) parenchyme intermédiaire d)
gaine lignifiée interne e) tissu nourricier f) cavité gallaire
g) parenchyme palissadique de la feuille normale h) parenchyme
lacuneux de la feuille normale
- fig 2.- Coupe du limbe normal (détail) (X 150)
a) épiderme supérieur b) parenchyme palissadique c) parenchyme
lacuneux d) épiderme inférieur
- fig 3.- Paroi de la cécidie : partie correspondant au cadre dessiné sur
la figure I a) épiderme de la cécidie b) paroi c) gaine ligni-
fiée externe d) parenchyme intermédiaire e) gaine lignifiée
interne f) tissu nourricier (X 150)
- fig 4.- Le tissu nourricier : a) gaine lignifiée interne b) tissu
nourricier c) cavité gallaire - En pointillé ou en tirets, les
vacuoles (X 250)
- fig 5.- Gaine lignifiée interne (détail des cellules) et début du
tissu nourricier (avec un noyau) a) gaine lignifiée
b) tissu nourricier. (X 900)
- fig 6.- Cellule binucléée de la gaine lignifiée interne (X 900)
- fig 7.- Noyau normal (X 1800)
- fig 8. a b - Noyaux de la gaine lignifiée interne (X 1800)
- fig 9. a b - Noyau de la zone intermédiaire
- fig 10 - Noyaux du tissu nourricier - Les lettres sont fonction de la
position du noyau par rapport au parasite étant entendu que
la lettre a correspond au noyau le plus éloigné : en pointillés
le nucléole (X 1800)
- fig 11 - Vacuome dans la cellule nourricière (X 1050)
- fig 12 - Chondriome dans la cellule nourricière : a) nucléole (X 1050)
- fig 13 a b.- Deux aspects de la même prophase dans le tissu nourricier,
à mi-hauteur (X 1800)
- fig 14 une autre prophase dans le tissu nourricier (X 1800)
- fig 15 a b c - noyaux quiescents dans le parasite (a et c) et début
de prophase (b) (X 1800)

PLANCHE XI

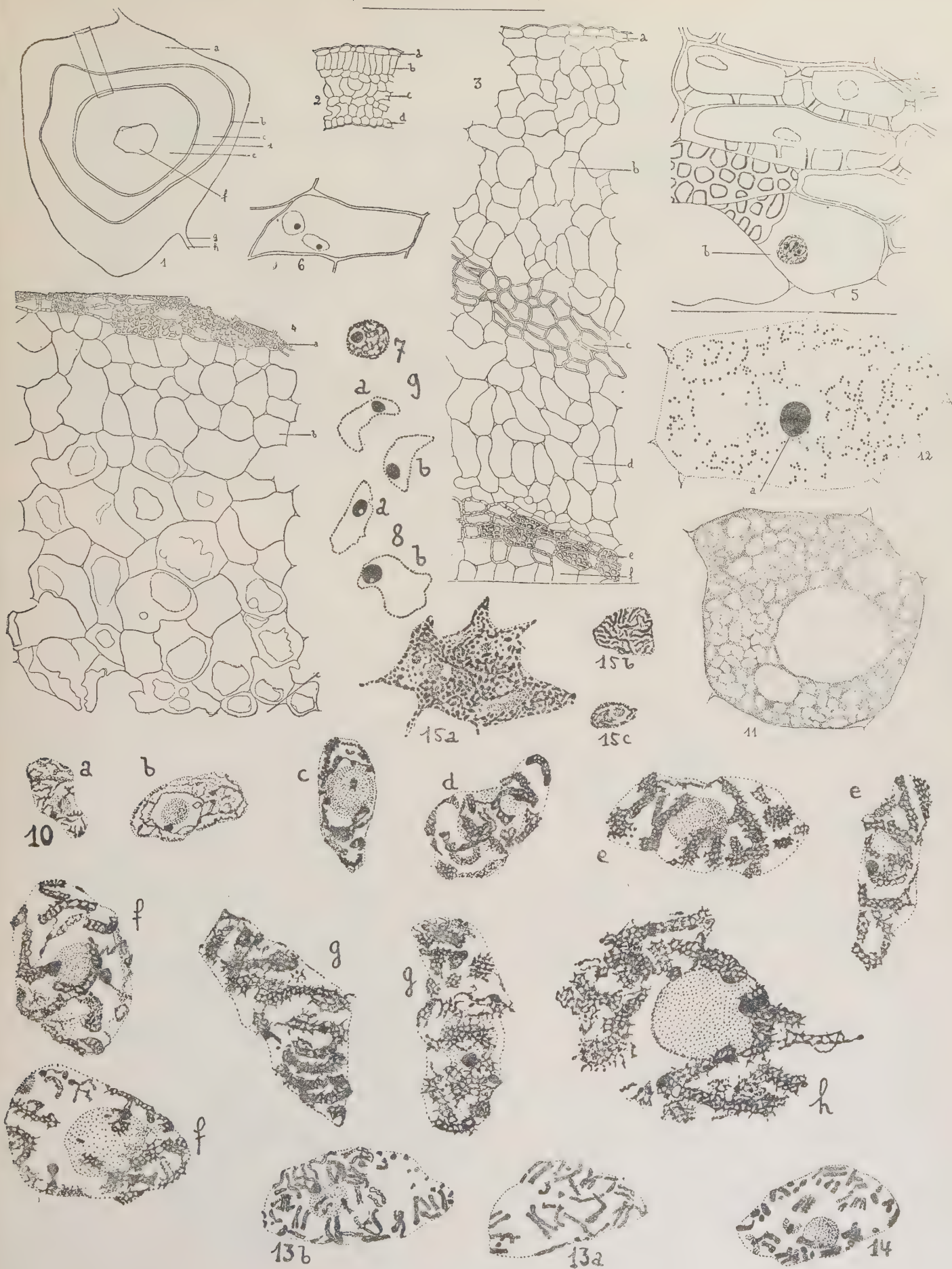


PLANCHE XII

NEMATOCECIDIE de CANNABIS SATIVA

- fig 1 - Vue d'ensemble de la nématocécidie en coupe longitudinale (X 100)
a) éléments conducteurs néoformés
b) cellules-géantes
c) Nématode
d) écorce de la racine
- fig 2 - Ensemble des cellules-géantes autour de la tête du parasite
(X 315)
a) Nématode b) cellules-géantes c) restes des membranes
cellulaires e) noyaux f) épaississements de la paroi et
aspect rugueux de sa surface g) cytoplasme .
- fig 3 - a b . - Deux noyaux normaux (X 2.400)
- fig 4 - a b - Noyaux de type normal dans une cellule-géante (X 2.400)
- fig 5 - a b c d - Noyaux en voie de déchromatinisation dans les cellules-géantes (X 2.400)
- fig 6 a b c d e . - Noyaux désintégrés (X 2.400)
- fig 7 - Noyau complexe (vue partielle) (X 2.400)

PLANCHE XII

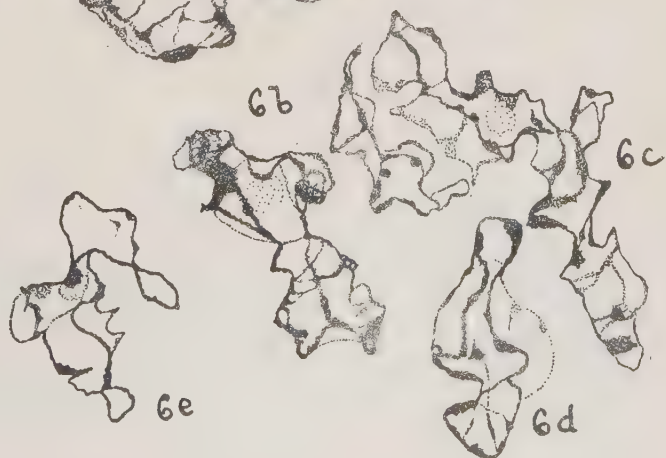
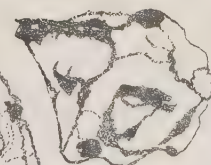
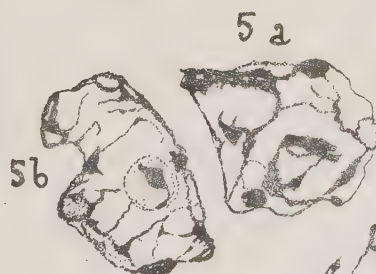
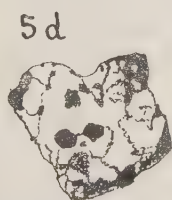
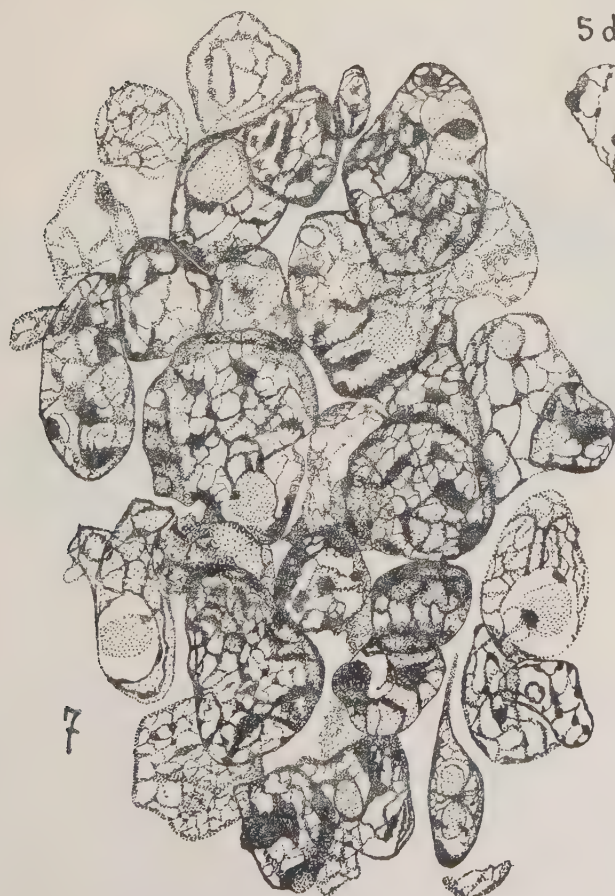
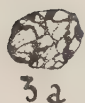
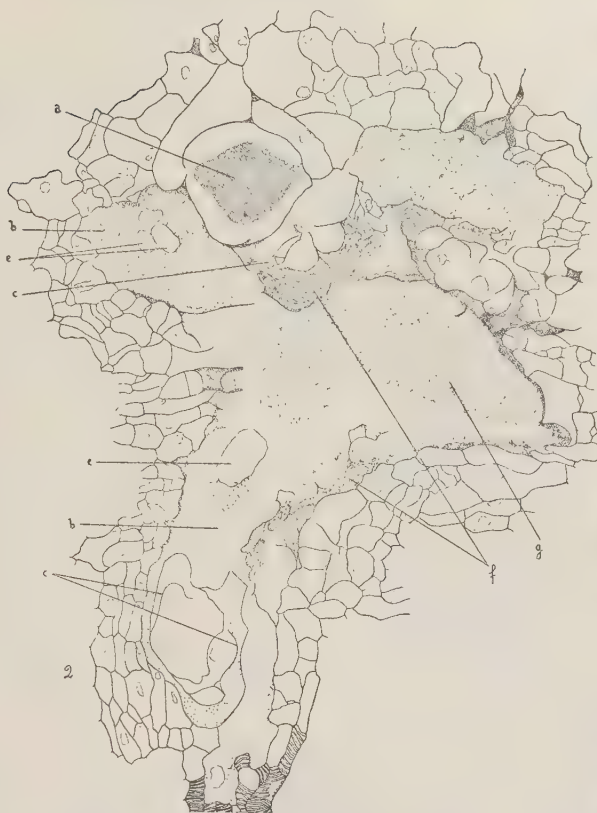
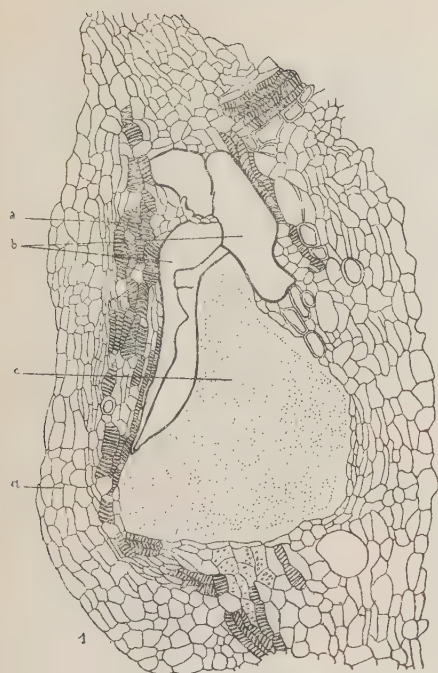


PLANCHE XIII

NEMATOCÉCIDIE de SPINACIA OLERACEA

- fig 1 - Vue d'ensemble sur le parasite (b) et les cellules-géantes
(a) Remarquer la forme allongée du parasite (X 150)
- fig 2 - Noyau normal (X 2.100)
- fig 3 - Fin d'anaphase . Le phragmoplaste est visible (X 2.100)
- fig 4 - Télophase (X 2.100)
- fig 5 6 7 - Noyaux dans cellule-géante, du type normal (X 2.100)
- fig 8 - a) noyau dans cellule-géante avec nucléole très gros (2.100)
b) nucléole du noyau représenté en 8a, avec les différentes zones
(X 2.100) : bandes noires périphérique et interne = couleur
vert sombre
 en blanc = inclusions
 pointillé fin = couleur gris rosé
 pointillé lâche = couleur vert clair
- fig 9 10 11.- Noyaux en voie de désintégration ; les nucléoles, en pointillé, sont visibles (X 2.100)
- fig 12 - Noyaux dans cellule-géante (début de déchromatinisation)
(X 2.100)
- fig 13 - gros nucléole (même grossissement que les noyaux placés au-dessus) avec diverses zones et un " vide " à l'intérieur
(X 2.100)
- fig 14 - Noyau isolé dans cellule-géante avec maximum d'hypertrophie
(X 2.100)
- fig 15.- Noyau complexe dans une cellule-géante : en voie de pycnose à droite, désintégré dans la région inférieure (X 1050)
- fig 16.- Le chondriome dans une cellule-géante : a) formations anormales ergastoplasmiques b) vacuoles (X 2.100)
- fig 17.- Le chondriome dans une cellule-géante : zone riche en protéoplastes (X 2.100)
- fig 18.- Le chondriome dans les cellules avoisinant le parasite : amyloplastates (X 2.100)
- fig 19 - formations anormales, ergastoplasmiques (X 2.100)
- fig 20.- formations anormales, ergastoplasmiques (X 2.100)

PLANCHE XIII

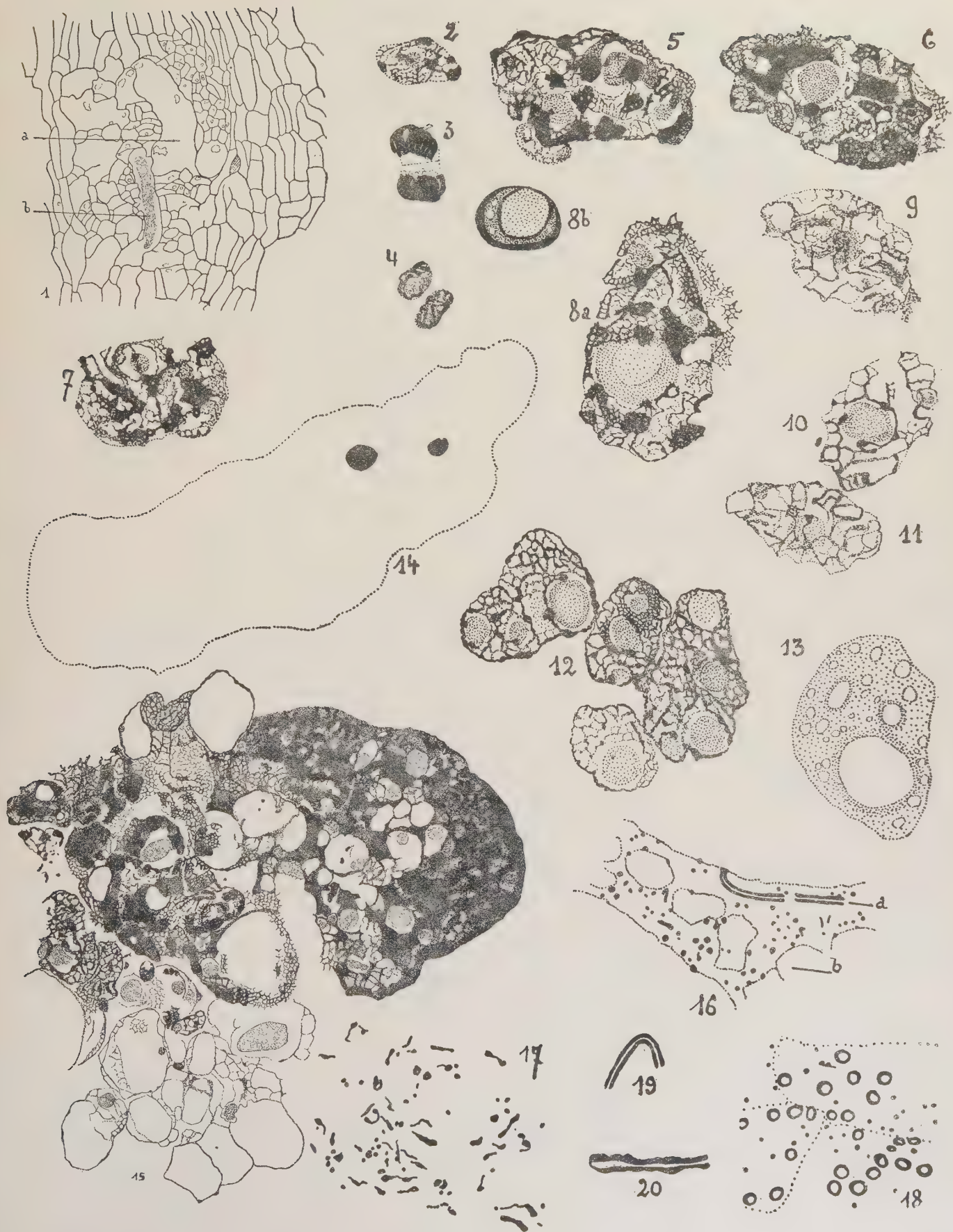


PLANCHE XIV

NEMATOCÉCIDIE de DATISCA CANNABINA (X 2 100)

fig 1 - noyau normal

fig 2 - Noyau isolé dans cellule-géante (ce noyau comprend trois sections : au total environ 120 chromocentres)

fig 3.- Noyau complexe

12 coupes pour le noyau entier : au total environ 3600 chromocentres.

Remarquer les structures réticulées dans les noyaux du haut et la grosseur des nucléoles (dessinés en pointillés).

fig 4.5.6.7.- Formations anormales, ergastoplasmiques des cellules du liège à la périphérie de la racine .

PLANCHE XIV

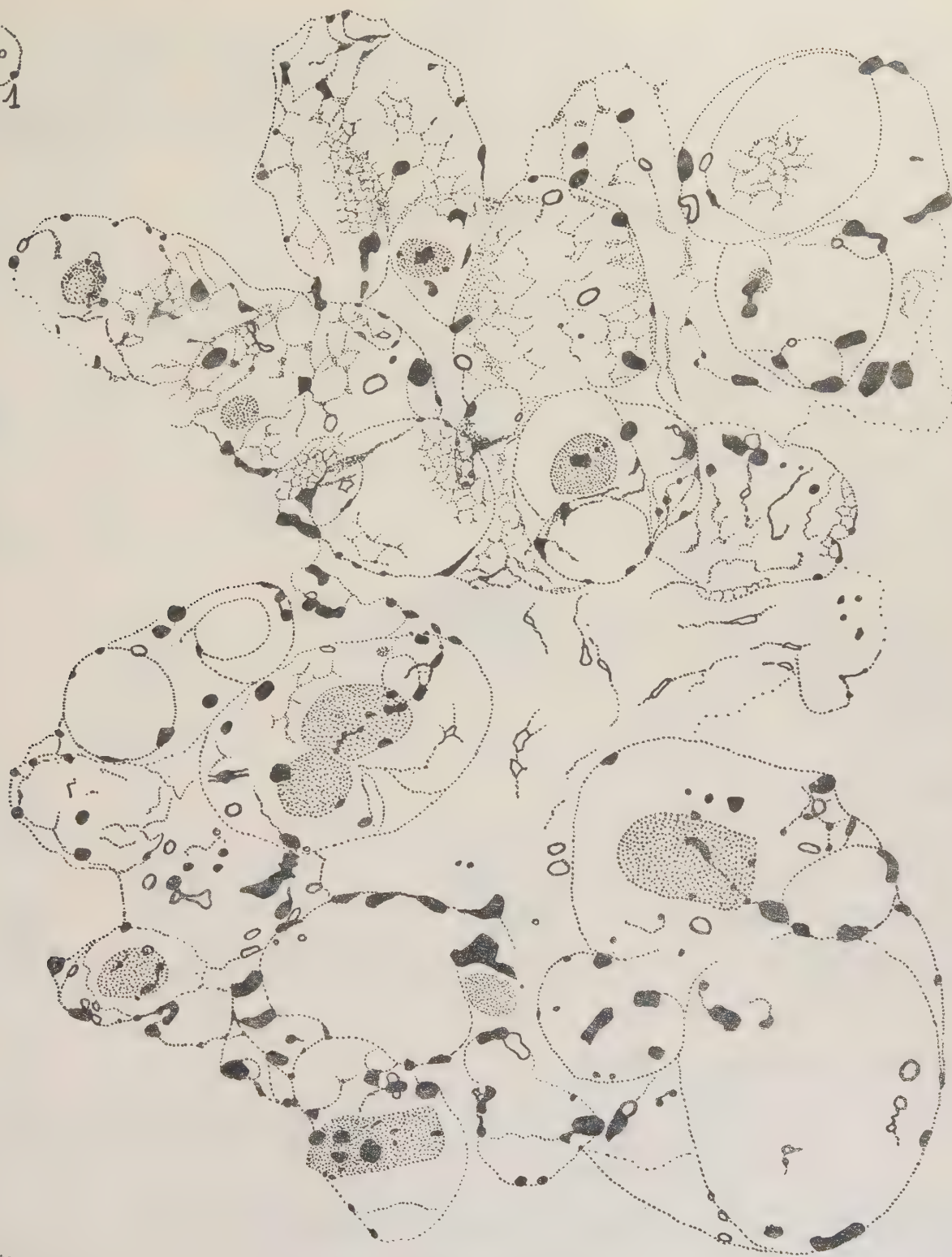
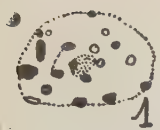


PLANCHE XV

MYCOCECIDIE de TAPHRINA AUREA sur POPULUS NIGRA (X 150)

- fig 1.- Détail de la cécidie : a) épiderme supérieur de la feuille b)
parenchyme palissadique gallaire c) parenchyme homogène d)
tissu nourricier

NODOSITES RADICULAIRES DES LEGUMINEUSES

VICIA FABA

- fig 2.- Cellules de la zone de multiplication (X 600)
fig 3.- Cellules de la zone d'envahissement (X 600)
fig 4.- Cellules de la zone infestée (X 600)
fig 5.- Anaphase dans la zone de multiplication (X 1575)
fig 6 a et b .- Deux noyaux quiescents de la zone de multiplication ;
en noir : nucléoles (X 1375)
fig 7.- noyau à la limite de la zone d'envahissement et de la zone infes-
tée.
fig 8 a b .- Noyaux de la zone infestée (X 1375)

VICIA SATIVA (X 1375)

- fig 9 .- noyau de la zone de multiplication
fig 10.- noyau de la zone d'envahissement
fig 11.- noyaux de la zone infestée (a et b)

LATHYRUS sp. (X 1375)

- fig 12 13 14 : même ordre de légendes que ci-dessus

ORNITHOPUS ROSEUS (X 1375)

- fig 15.- noyau de la zone de multiplication
fig 16.- noyau de la zone infestée.

ONOBRYCHIS SATIVA (X 1375)

- fig 17.- noyaux de la zone de multiplication
fig 18.- noyau de la zone d'envahissement
fig 19.- noyau de la zone infestée

CULTURE SUR MILIEUX HUILEUX

- fig 20.- Tube à essai adapté à la culture des graines sur milieux huileux
: a) graine b) tige de fer c) entonnoir de verre d) huile
e) liquide de Knop.

TUMEUR à PHYTOMONAS TUMEFACIENS sur PELARGONIUM ZONALE

- fig 21.- Un aspect de la structure histologique de la tumeur . Remarquer
les grandes cellules polyploïdes placées à la périphérie de la
masse tumorale. a) grandes cellules polyploïdes b) cordons
tumoraux
fig 22.- Vue d'ensemble d'une tumeur sur une tige de Pelargonium zonale

PLANCHE XV

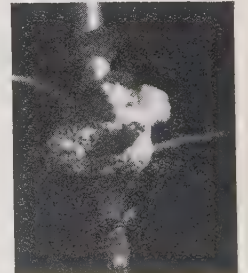
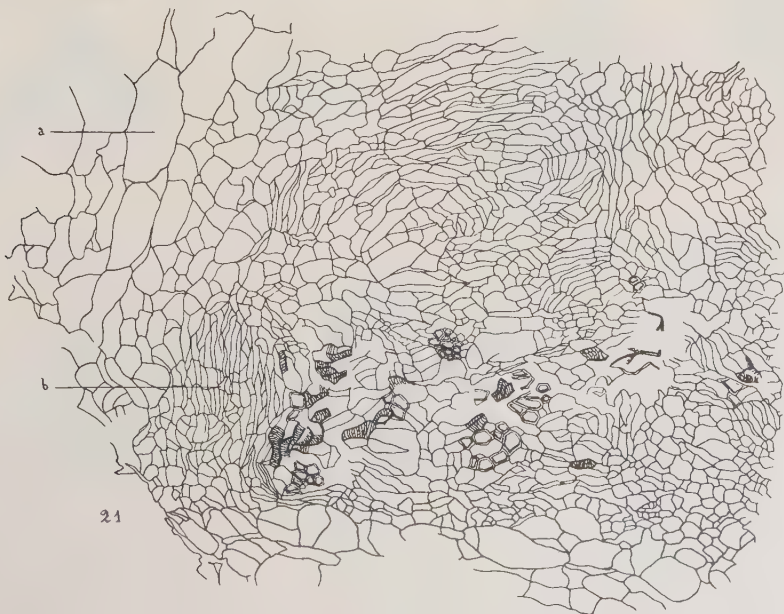
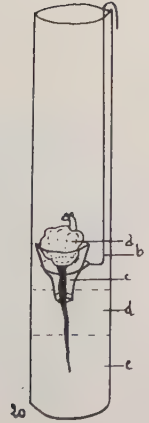
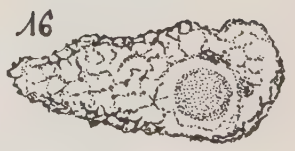
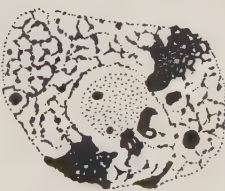
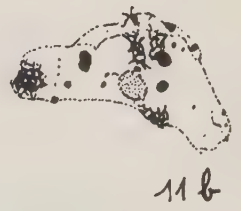
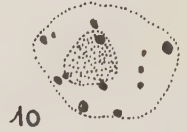
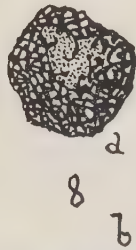
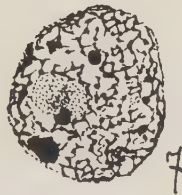
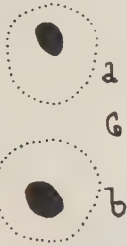
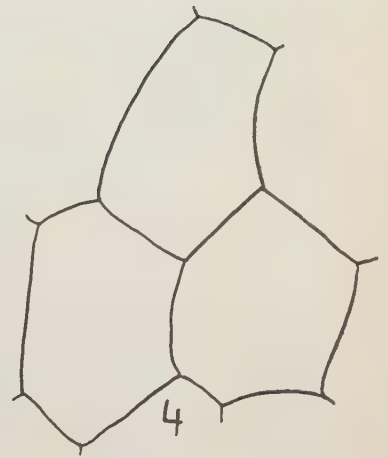
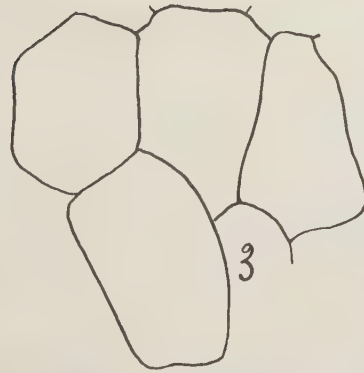
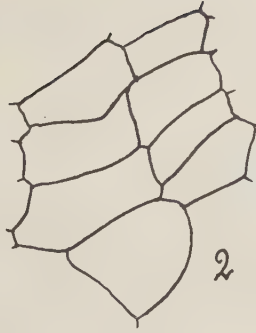
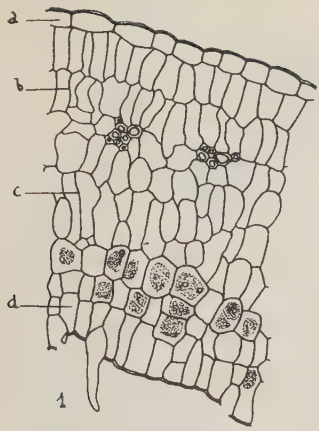


PLANCHE XVI

TUMEUR à PHYTOMONAS TUMEFACIENS de VICIA FABA (X 1375)

- fig 1.- Noyau normal.
fig 2.- fin d'anaphase normale
fig 3.- noyau unique à $4n$ chromosomes provenant de la fusion de deux noyaux à $2n$; en noir les nucléoles.
3a et 3b sont deux aspects du même noyau dans la même coupe lorsqu'on fait varier la mise au point;
3c est un troisième aspect du même noyau mais dans la coupe suivante.
fig 4.- noyau unique à $4n$ provenant de la fusion de deux noyaux à $2n$.
fig 5.- noyau à quatre cornes résultant de la soudure de 4 noyaux à $2n$ (vu incomplètement)
fig 6.- a b - Deux aspects d'un même noyau à $16n$ dans deux coupes différentes
fig 7.- a b c - trois aspects d'une même métaphase à $4n$
fig 8.- anaphase régulière à $4n$
fig 9.- Deux aspects d'un même noyau à $8n$
fig 10.- Deux noyaux télophasiques qui n'en formeront qu'un à la fin d'une mitose irrégulière.
fig 11.- figure métaphasique anormale sur fuseau de forme atypique
fig 12.- amas sombre de chromosomes qui donnera directement, probablement un noyau (début de télophase)
fig 13.- amas sombre de chromosomes, d'allure métaphasique, qui donnera probablement directement un noyau; le fuseau est encore visible.
fig 14.- a b c .- trois aspects d'une anaphase atypique : le fuseau est de forme irrégulière .
fig 15.- a et b .- Deux aspects d'une même figure atypique : anaphase mal évoluée .- Le fuseau se voit mal . On a tracé l'axe du fuseau.
fig 16.- Figure anormale d'allure anaphasique.
fig 17.- Figure anormale ; fuseau mal visible . Peu de chromosomes dans les coupes voisines.
fig 18 a et b .- figure anaphasique anormale : chromosomes éparpillés sur un fuseau mal constitué
fig 19 a et b.- Deux aspects d'une même prophase à $4n$.
fig 20 a et b.- Deux aspects d'une même figure anormale : anaphase probablement.

PLANCHE XVI

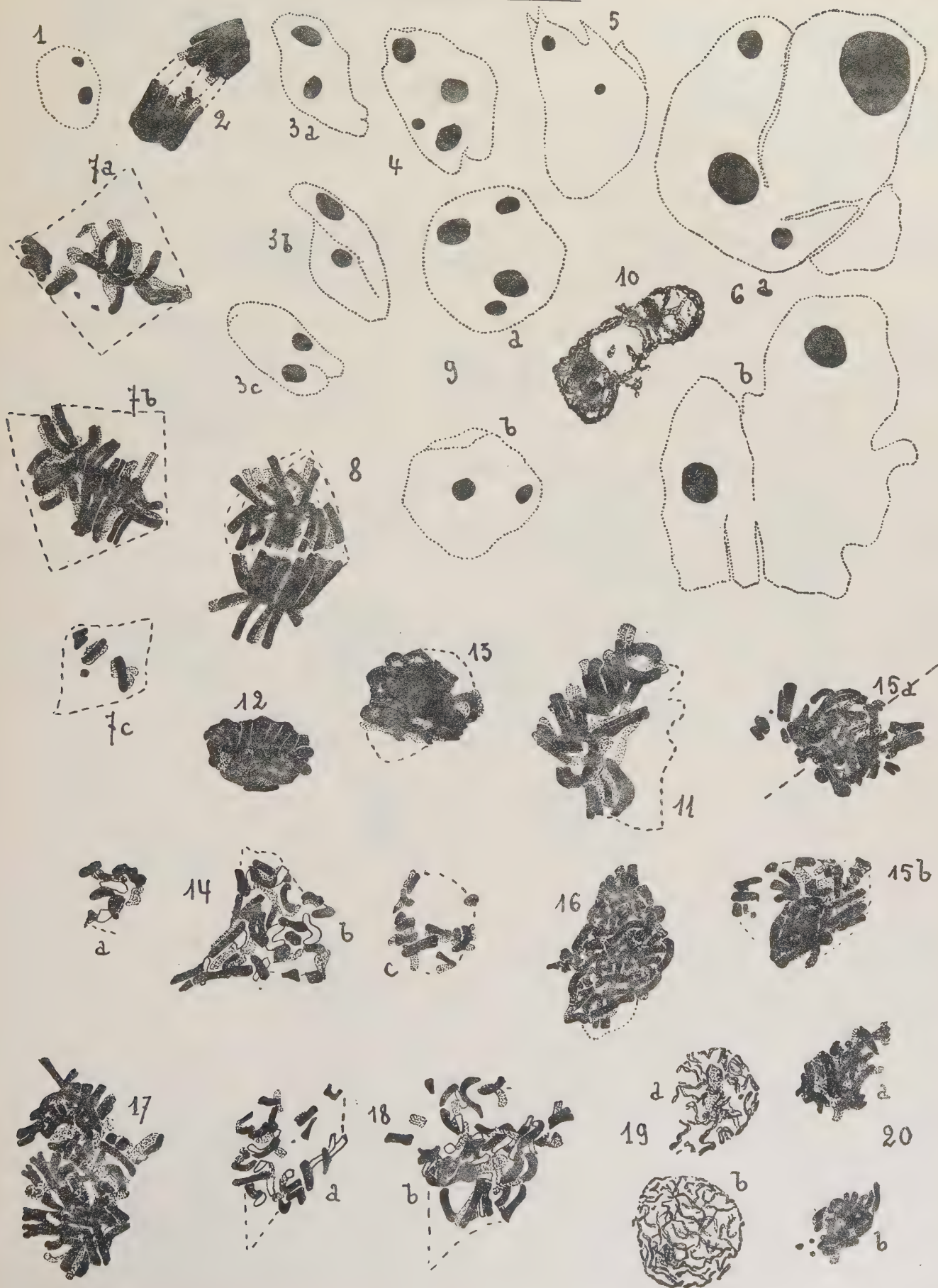


PLANCHE XVII

CANCER HUMAIN - UTERUS (X 1375)

- fig 1 - noyau normal
fig 2 a b - métaphases normales } dans utérus sain
fig 3 - cellule binucléée
fig 4 - noyau polyploïde aux formes anormales (se retrouve dans trois coupes)
fig 5 - noyau polyploïde aux formes anormales (se retrouve dans trois coupes)
fig 6 - métaphase haploïde, à 24 chromosomes
fig 7 - a b - deux aspects de la même cellule en cours de mitose (deux coupes successives) la cellule renferme deux anaphases irrégulières.
fig 8 - gros noyau polyploïde (se retrouve dans une autre coupe)
fig 9 - Prophase polyploïde (en partie seulement)
fig 10 a b - Deux aspects de la même cellule en cours de mitose, dans deux coupes voisines. En (a) remarquer les deux pôles fusoriaux dont un avec centrosome; fuseau non fibrillaire; figure pluripolaire.
fig 11 a b - Deux aspects de la même cellule en cours de mitose : fuseau pluripolaire strié.
fig 12 - forme en " hérisson " à $4n$ (a) et à $2n$ (b)
fig 13 - Anaphase irrégulière sur fuseau peu visible
fig 14 - Deux aspects de la même cellule en cours de mitose (dans deux coupes successives)
fig 15 - Figure atypique diploïde
fig 16 - cellule binucléée avec noyaux polyploïdes
fig 17 a b - Deux aspects de la même cellule en cours de télophase
En (a) le noyau de forme bizarre est percé d'un large orifice (1) qui lui donnera la forme d'une couronne
En (b) quelques chromosomes sont encore intacts
On n'a pas dessiné les aspects catachromasiques

PLANCHE XVII

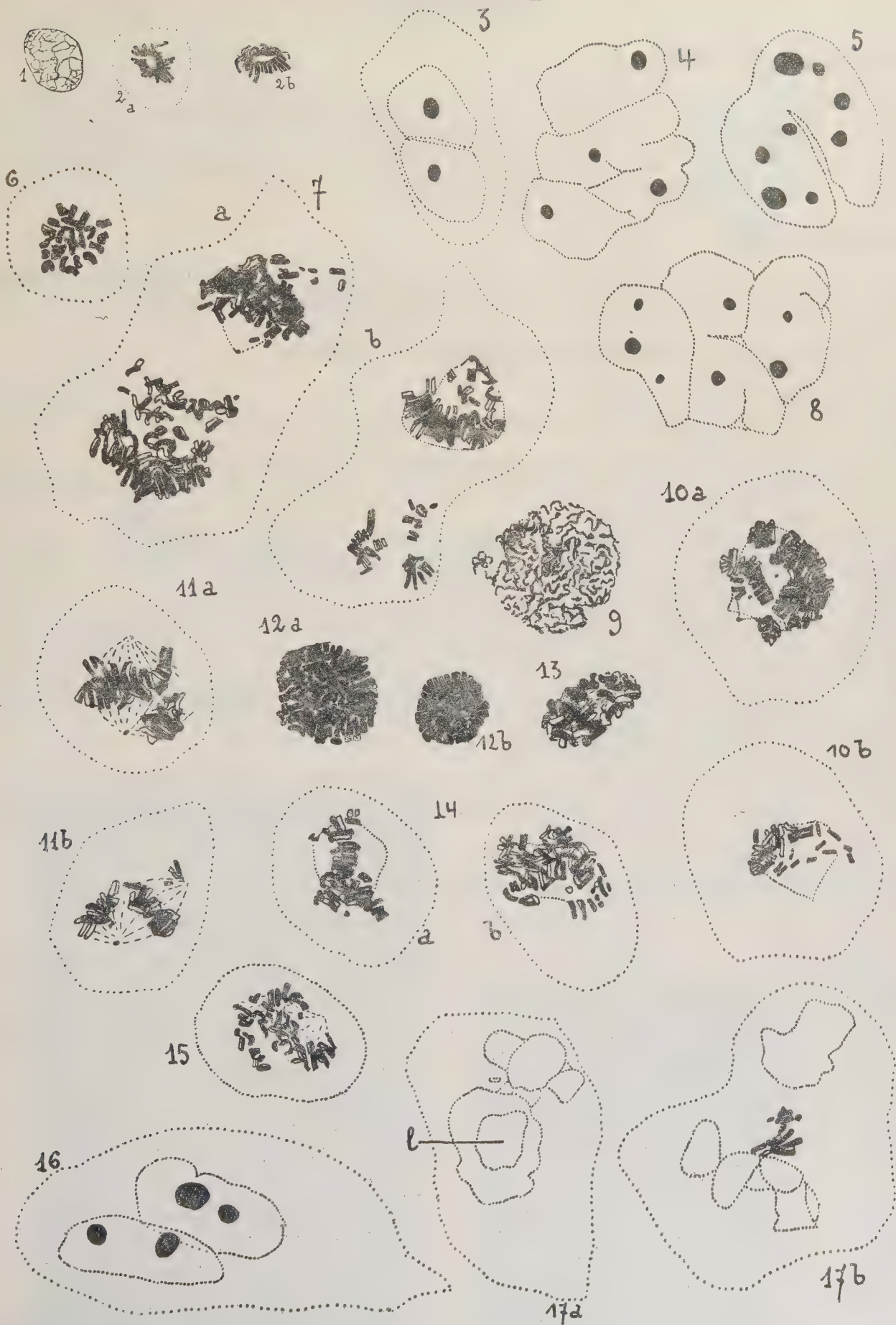


PLANCHE XVIII

CANCER de l'INTESTIN

- fig 1.- noyau normal (X 1375)
fig 2.- gros noyau polyploïde dans cancer de l'intestin (se retrouve dans d'autres coupes) (X 1375)
fig 3.- gros noyau polyploïde dans cancer de l'intestin (se retrouve dans d'autres coupes) (X 1375)

CANCER DU PENIS (X 1375)

- fig 4.- gros noyau ; la masse globuleuse (a) correspondrait au fuseau ; la masse chromatique se place à gauche en (b)

ACTION DES HUILES SUR PISUM SATIVUM (X 1700)

- fig 5 - métaphase normale
fig 6 et 7 - Métaphases anormales dues à la vaseline et à l'huile de trioléine.
fig 8.- anaphase irrégulière avec fuseau non fonctionnel
fig 9 - Télaphase dans noyau en haltère : remarquer des chromosomes non encore alvéolisés.
fig 10 - Anaphase irrégulière avec fuseau non fonctionnel
fig 11 - Télaphase anormale : la cellule sera plurinucléée, chaque noyau ayant un nombre quelconque de chromosomes.
fig 12 - Figures ergastoplasmiques provoquées par l'huile de vaseline
fig 13 - Télaphase anormale : formation de nombreux caryomérises.
fig 14 - Figures ergastoplasmiques provoquées par la trioléine.
fig 15 - Cellule binucléée ; dans les deux noyaux dont la membrane est reconstituée on observe encore des chromosomes entiers. Un chromosome est resté isolé dans le cytoplasme.
fig 16.- noyaux en télaphase dans une même cellule.
fig 17.- anaphase anormale
fig 18.- Figures ergastoplasmique dues à l'huile de vaseline.
Pour le tube à essai adapté à la culture sur milieu huileux voir pl XV fig. 20

ACTION DES SUBSTANCES CANCERIGENES SUR LE RICIN

Les deux figures du bas et à gauche représentent :

- la première (en partant de la gauche) : exemple de prolifération localisée et bourgeonnante (tige de Ricin traitée par injection d'huile de Ricin cancérigène : concentration à 0.1% de méthylcholanthrène) ; L : lacune normale de l'entre-noeud ; P : plancher ; M: moelle ; Pr: prolifération oblitérant la cavité médullaire ; X : xylène ; N : nodules ; O : orifice d'injection.

- la seconde : exemple de prolifération diffuse (tige de Ricin traitée par injection d'huile d'olive cancérigène).

PLANCHE XVIII

